

**Die Vergesellschaftung
von Süßwasserschwämmen mit anderen Tieren
und mit Grünalgen insbesondere**

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades
der Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Justus Liebig-Universität Gießen

vorgelegt von
Maria Teresa Carmona
aus Osorno (Chile)

Gießen 1971

**Die Vergesellschaftung
von Süßwasserschwämmen mit anderen Tieren
und mit Grünalgen insbesondere**

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades
der Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Justus Liebig-Universität Gießen

vorgelegt von
María Teresa Carmona
aus Osorno (Chile)

Gießen 1971

D. 26

Dekan: Prof. Dr. G.Eder

1. Berichterstatter: Prof. Dr. E.F.Kilian

2. Berichterstatter: Prof. Dr. H.O.Schwantes

Tag der mündlichen Prüfung: .3.1971

Gedruckt mit Unterstützung des Deutschen Akademischen Austauschdienstes.



DIE VERGESELLSCHAFTUNG VON SÜSWASSERSCHWÄMMEN
MIT ANDEREN TIEREN UND MIT GRÜNALGEN INSBESONDERE

von

Maria Teresa Carmona

I N H A L T V E R Z E I C H N I S

I. Einleitung	3
II. Material und Methoden	5
III. Tiere als Kommensalen und Parasiten	
der Spongilliden	10
IV. Die Vergesellschaftung mit Grünalgen	17
A. Die bisherigen Beobachtungen	17
B. Eigene Untersuchungen	20
1) Charakterisierung der in Spongilliden	
beobachteten Algen	20
2) Herkunft der Assoziation	27
3) Experimentelle Beeinflussung des	
Schwammes und der Algen	36
V. Diskussion	40
VI. Zusammenfassung	53
VII. Literaturverzeichnis	56



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41545914_0057

I. EINLEITUNG

Das gesetzmäßige Zusammenleben von Tieren untereinander und insbesondere das von diesen mit Pflanzen gehört zu den faszinierenden Erscheinungen in der Natur. Seit den Arbeiten von BUCHNER (1953) wissen wir, welche vielfältige Formen es annehmen kann. So lag es nahe, die über hundert Jahre alte Beobachtung des Auftretens grüner Süßwasserschwämme, in denen alsbald Algen erkannt wurden, näher analysieren zu wollen. Dabei erscheint es wünschenswert, möglichst alle Beziehungen zwischen den Spongilliden und anderen Organismen zu erfassen. Verfolgt man die diesbezügliche Literatur, so stellt man fest, daß Angaben über Kommensalen und Parasiten bei Spongien fast immer nur auf Grund von Gelegenheitsbeobachtungen gemacht sind. Für exakte Deutung sind diese Hinweise meist zu ungenau und vor allem fehlen genügend langzeitliche Untersuchungen. Sie waren auch mir im gegebenen Rahmen dieser Arbeit nicht möglich, es erschien aber sinnvoll, und sei es nur als Materialsammlung, die von mir gefundenen tierischen Gesellschafter der untersuchten Spongilliden zu beschreiben.

Die intrazellulären Algen, ursprünglich als Parasiten betrachtet, sind später immer als Symbionten angesehen worden, ohne daß dafür ein Beweis vorlag. Ziel meiner Untersuchungen war, den gegenseitigen Nutzen oder Schaden der beiden Partner, Alge und Schwamm, zu untersuchen. Dabei soll der Begriff einer Endosymbiose verwandt werden, im Sinne von BUCHNER (1953) als "ein gesetzmäßiges, ohne wesentliche Störungen ablaufendes Zusammenleben zweier verschieden gearteter Partner, bei dem der eine im Körper des anderen, zumeist wesentlich höher organisierten Aufnahme findet und die wechselseitige Anpassung einen

solchen Grad der Innigkeit erreicht hat, daß die Vermutung berechtigt ist, es könne sich dabei um eine dem Wirtsorganismus nützliche Einrichtung handeln".

Wegen der geringen Größe der intrazellulären Algen waren direkte Beobachtungen nur in beschränktem Umfang möglich und stoffwechselphysiologischen Untersuchungen besonders mit markierten Substanzen aus finanziellen und apparativen Gründen sehr enge Grenzen gezogen. Ich hoffe aber doch, zur Abklärung des Problems einen Beitrag gegeben zu haben und daß weitere Wege für seine Lösung sich deutlicher abzeichnen.

Dem Deutschen Akademischen Austauschdienst möchte ich für die Unterstützung meines Aufenthaltes in Deutschland danken. Herrn Prof. Dr. E.F.Kilian möchte ich meinen herzlichen Dank für seine Hilfe und Ratschläge bei der Planung und Durchführung der Versuche sagen. Ich danke auch Herrn Prof. Dr. A.Wessing für den Arbeitsplatz am Zoologischen Institut, Herrn Prof. Dr. K.-J. Götting für seine Hilfe am Elektronenmikroskop und Herrn Prof. Dr. H.O.Schwantes für seine Ratschläge.

II. MATERIAL UND METHODEN

Als Material der folgenden Untersuchungen dienten Gemmulae und Schwämme von:

Spongilla lacustris (L.)

Spongilla fragilis (LEIDY)¹⁾

Ephydatia fluviatilis (L.)²⁾

Ephydatia mülleri (LIEBK.)

Die Schwämme und Gemmulae stammen aus dem Steinbrücker Teich mit Ruthsenbach (Darmstadt), aus dem Altrhein bei der Insel Kühkopf und aus einem Versuchsteich (Tierhaus) des Institutes.

Die Gemmulae wurden in entchlortem Leitungswasser von 4° bis 10°C im Dunkeln aufbewahrt.

Für die Infektionsversuche mit Algen dienten folgende Kulturen:

Chlorella pyrenoidosa CHICK (211/8b der Algensammlung am Pflanzenphysiologischen Institut, Göttingen)³⁾

Chlorella vulgaris BEIJERINCK (211/11h der Algensammlung am Pflanzenphysiologischen Institut, Göttingen)

Zoochlorellen (211/40a, 211/40b, 211/40c der Algensammlung am Pflanzenphysiol. Institut, Göttingen)

Algenkulturen R1 und T1 (isolierte Algen aus Spongilla lacustris von wahrscheinlich heterogener Zusammensetzung) (s.S.20).

¹⁾ Nach PENNEY & RACEK (1968) = *Eunapius fragilis* (LEIDY, 1851).

²⁾ Nach einer brieflichen Mitteilung vom Professor M.W.de Laubenfels an KILIAN (1964), sollte Ephydatia fluviatilis unter der Gattung *Meyenia* eingeordnet werden.

³⁾ Die Kulturen wurden mir dankenswerterweise von Herrn Dr.W.Koch (Pflanzenphysiologisches Institut, Göttingen) zur Verfügung gestellt.

Für die experimentellen Untersuchungen wurden freige-
wachsene Schwämme auf Objektträgern oder Unterdeckglas-
kulturen benutzt, die jeweils aus Gemmulae gezüchtet wa-
ren. Gehalten wurden sie im allgemeinen in Petrischalen
oder kleinen Aquarien bei einer Temperatur von 25°C, in
abgekochtem Wasser aus Aquarien, die mit Fischen besetzt
waren.

Die einzelligen grünen Algen für die Infektionsversu-
che wurden in Agar + Nährlösung von 1-2 %iger Konzentra-
tion in Reagenzgläsern aufbewahrt. Als Nährlösung diente
eine Mischung nach KUHLE & LORENZEN (1964). Diese Kultu-
ren wurden mit einer SYLVANIA-GROLUX Lampe beleuchtet,
bei einer Intensität von etwa 2000 lux und nächtlicher
Ausschaltung (14 Std Licht, 10 Std Dunkel). Die Isolie-
rung der Algen wurde folgenderweise durchgeführt: Die
Algen wurden durch Zerquetschen und Zerreiben eines
mehrmals gewaschenen grünen Schwammstücks in einem ste-
rilen Wassertropfen auf sterilem Objektträger befreit.
Die so gewonnenen Algenzellen wurden durch wiederholtes
Übertragen mit der sterilen Impfnadel von einem steri-
len Tropfen in den anderen entsprechend verdünnt. Die
Präparation konnte unter mikroskopischer Kontrolle durch-
geführt werden.

Die für die histologischen Untersuchungen vorgesehe-
nen Tiere wurden entweder in der Fixierflüssigkeit nach
BOUIN oder nach BOUIN-HOLLANDE fixiert. Die Entwässerung
und die Einbettung in Paraffin erfolgte in üblicher Wei-
se über eine Alkoholreihe, Methylbenzoat, Benzol und
Benzol-Paraffin.

Die Übersichtspräparate wurden mit Eisenhämatoxylin
nach HEIHENHAIN + Eosin (ROMEIS 1948), Hämalaun nach ME-
YER + Eosin (ROMEIS 1948) und Hämatoxylin nach WEIGERT

(ROMEIS 1948) gefärbt.

Die Algenpräparate wurden mit Chlorzinkjod (SCHAEDE 1949) und Jodjodkalium/Zinkchlorid (STRASBURGER & KÖRNICKE 1949) gefärbt.

Zur Darstellung der Algen auf den Übersichtspräparaten war die Färbung mit Hämalaun am günstigsten. Da sie sehr klein sind und einen Kern von etwa 1 μ m besitzen, kann man nur schwer mit Hilfe cytochemischer Methoden arbeiten.

Die Algen wurden auch mit dem Fluoreszenzmikroskop untersucht. Die Eigenfluoreszenz des Chlorophylls von Chromatophoren reicht nicht aus, weswegen die Algen mit verschiedenen Fluorochromen markiert wurden. Als Farbstoffe dienten: Acridinorange, Rhodamin B, Fluoreszein und Säurefuchsin, d.h. solche mit basischen bis saueren Gruppen. Als Kontrolle dienten Hefen, die mit den verschiedenen Stoffen gelb bis orange fluoreszieren. Unsere Algen fluoreszieren dunkles Rot mit Fluoreszein und Säurefuchsin, mit Rhodamin B etwas heller und sehr intensiv rot. Am günstigsten war Acridinorange, womit die Algen teilweise gelb und teilweise hellrot fluoreszierten.

Für die elektronenmikroskopische Untersuchung der grünen Schwämme wurden Dünnschnitte verwendet. Fixiert wurde nach WOHLFARTH-BOTTERMANN (RUTHMANN 1966) für 1 Std oder in 2% Glutaraldehyd für 2 Std bei 0°C. Die Einbettung erfolgte in Vestopal (RUTHMANN 1966). Eine Kontrastierung mit einer Lösung von 0,5 % Uranylacetat und 1 % Phosphorwolframsäure im 70 %igen Aceton wurde vorgenommen. Die Objekte wurden mit einem LKB-Mikrotom geschnitten und die Schnitte am PHILLIPS EM-300 untersucht.

Mit Hilfe der Autoradiographie¹⁾ wurde versucht eine Aussage über die Lokalisation und Verteilung der Algen

im Schwamm zu machen. Dazu wurden zwei Algenstämme (Chlorella vulgaris und R1) mit ^3H -Thymin und ^3H -Lysin²⁾ verschiedenlange Zeiten (1-24 h) markiert. Bei Vorversuchen zeigte sich, daß bei einer Konzentration von 1 $\mu\text{Ci}/\text{ml}$ schon nach 1 h eine genügende Menge ^3H -Lysin zur Markierung der Zellen eingebaut wurde. Für ^3H -Thymin konnte auch für längere Markierungszeiten kein positives Ergebnis bezüglich des Einbaus erzielt werden. Die Algensuspension wurde 24 h in ^3H -Lysin-Nährlösung gehalten, abzentrifugiert und mehrmals mit Aqua dest. gewaschen. Zum Vergleich der relativen Einbauraten wurden während der Markierung und im Anschluß an die Zentrifugation, Suspension, Zellen und Spülflüssigkeit im Flüssigszintillator (Liquid Scintillation Spectrometer Model SL 20, INTERTECHNIQUE) gemessen. Am Ende der Zentrifugation zeigte das Waschwasser nur noch eine geringe Impulszahl gegenüber den markierten Zellen.

Proben der mit markierten Algen gefütterten Spongilla lacustris wurden nach 30', 1, 2, 4, 6, 12, 24 und 48 h entnommen. Gleichzeitig wurde eine Blindprobe mit Nährlösung und Algen analysiert. Für die Fixierung der Schwämme verwendete ich Bouin und Alkohol-Eisessig. Außer Paraffinschnitten untersuchte ich auch Quetschpräparate. Die Schnitte wurden entweder mit FEULGEN vor dem Autoradiogramm gefärbt oder mit GIEMSA nachgefärbt (GUDE 1968).

1) Im Strahlenzentrum der Justus Liebig-Universität wurde mir hierfür ein Arbeitsplatz zur Verfügung gestellt und Herrn Dipl.Biol.G.Seibold danke ich für vielseitige technische Hilfe und Ratschläge.

2) ^3H -Thymin (methyl-T) 5000 mCi/m Mol und ^3H -L-Lysine-4,5 T (n) monohydrochlorid, 5000 mCi/ m Mol (bezogen von Radiochemical Centre Amersham).

Für die cytologische Untersuchung diente die Strip-
ping-Film Technik (ROGERS 1967) und als Material Kodak
AR-10.

III. TIERE ALS KOMMENSALEN UND PARASITEN DER SPONGILLIDEN

Zusammen mit den Schwämmen leben verschiedene Tiere unterschiedlicher Stämme, in unterschiedlicher Anzahl und vom unterschiedlichem Grad der Beziehung zueinander. Die Poriferen bilden ein System von Nischen, Kanälen und zahlreichen Poren, die einen günstigen Unterschlupf anbieten. Mit der ständigen Wasserströmung dringen besonders viele kleine Organismen, wie Protozoen z.Bsp. in die Schwämme ein. Im Innern, neben oder in der Nähe von Schwämmen findet man verschiedene tierische Individuen besonders häufig. Eigentliche Epibionten sind auf den Spongilliden nicht zu beobachten. Dabei müßten aber noch die Beziehungen von Bryozoen und Coelenteraten zu den Schwämmen genauer untersucht werden.

WIERZEJSKI (1935) betrachtet einige Arten von Bryozoen als Kommensalen. Er bemerkt, daß die Schwämme, die mit Bryozoen zusammenwachsen, Skelettmaterial sparen. KILIAN (1964) fand in der Nähe und in unmittelbarem Kontakt mit Süßwasserschwämmen die Bryozoen Plumatella fungosa, Plumatella repens und Cristatella mucedo. Auch nach meinen Beobachtungen kommen Süßwasser-Bryozoen zusammen mit den Schwämmen vor, d.h., daß beide Tiere nebeneinander auf demselben Substrat sitzen. Eine genauere Beobachtung im Aquarium war nicht möglich, weil die Bryozoen unter Laborbedingungen nur kurze Zeit überlebten. Die Beziehung zwischen den beiden Organismengruppen verlangt eine eingehendere Analyse. Dasselbe gilt für die gelegentliche Assoziation von Schwämmen mit Hydren. Letztere kommen außer ihrer sonstigen weiten Verbreitung auch in unmittelbarer Nähe von Schwämmen vor. Zweimal konnte ich beobachten, daß bei kürzlich eingebrachtem Sammelmaterial Hydra fusca vereinzelt auf der Dermalmembran (und/oder

auf Nadeln?) saß. Sie hielten sich dort etwa eine Woche, danach verschwand die gesamte Hydrenpopulation in dem normal belichteten Aquarium.

Kommensalen gibt es offensichtlich eine ganze Reihe bei den Süßwasserschwämmen. SCHULZE (1922) erwähnt Ciliaten und Suctorien. WIERZEJSKI (1935) konnte Paranema trichophorum EHR., Euglena viridis EHR., Stylonychia mytilus, Trichodina pediculus, Cyclochaeta spongillae, Podophrya fixa O.M., Podophrya libera PERTY und Dinobryon sertularia beobachten. Auch WESENBERG-LUND (1939) beobachtete Podophrya fixa an Spongilliden.

Ich konnte vor allem Ciliaten und Rhizopoden beobachten, die um den Schwamm besonders zahlreich waren und Detritus aufnahmen, der aus dem Osculum ausgeschieden wurde. Die häufigsten Arten waren aus den Gattungen Vahlkampfia, Thecamoeba und Dileptus. Relativ selten kam in den Kanälen meiner Schwämme ein kleiner, runder Flagellat (Monas spec.?) vor. Alle diese genannten Lebewesen sind für den zuvorgenannten Wirt offenbar unschädlich. Im größeren Anzahl treten sie auf, wenn der Schwamm in seiner Vitalität zurückgeht. Auffällig ist, daß bei grünen Schwämmen gehäuft Amöben auftreten, offensichtlich, um die freigesetzten Algen zu phagozytieren.

Rotatorien kann man auf der Dermalmembran und in der näheren Umgebung von Süßwasserschwämmen besonders häufig antreffen, wo sie offensichtlich günstige Ernährungsbedingungen haben.

In meinen Kulturen kam in erste Linie Lepadella vor, weniger zahlreich auch Philodina. Die Tiere fressen die aus dem Schwamm freigesetzten Partikeln und Chlorellen. Lepadella "weidet" auch die Dermalmembran ab, sie nimmt die dort "ausgespülten" kleinen Partikeln auf. So hilft

sie vielleicht den Schwämmen ihre Oberfläche sauber zu halten. Die Rotatorien bleiben praktisch immer außerhalb des Schwammkörpers und nur wenn er abstirbt, fressen sie seine Reste. Auch bei Schwammkulturen in sterilisierten Schalen und mit sterilisiertem Medium kamen diese Tiere vor. Das bedeutet, daß sie zusammen mit den Gemmulae eingebracht wurden. Die Dauereier der Rotatorien vertragen Kälte und Trockenliegen, was ihre Herkunft von der Oberfläche der Gemmulae ermöglicht, sogar wenn diese bei 4°C gehalten wurden. Mehrmals wurde beobachtet, daß *Lepadella* ihre Eier mehr oder weniger peripher um den Schwamm abgelegt hatte.

GARBINI (n. WIERZEJSKI 1935) beschreibt, daß *Tubifex rivulorum* in den Kanälen von Süßwasserschwämmen Röhren baut und mit seinem Vorderende über der Körperoberfläche des Wirts hin und her schwingt.

Auch die Anneliden *Chaetogaster diaphanus* und *Chaetogaster diastrophus* dringen nach WIERZEJSKI (1935) in den Schwammkörper ein, um "dort nicht nur Wohnung, sondern auch (um) Nahrung (zu) suchen".

In meinen Laboratoriumskulturen und bei Schwämmen, die ihrer natürlichen Umgebung entnommen waren, kam ziemlich häufig ein Annelid der Gattung *Aelosoma* vor. Offensichtlich sucht er beim Schwamm ebenfalls dessen Ausscheidungen und wenn dieser zurückgeht, dessen Algen. Dieser Wurm wohnt immer unter, in der Nähe oder sogar innerhalb der alten und leeren Gemmulae. Beim sich reduzierenden Schwamm formt *Aelosoma* ein "Nest" aus Schwammresten und ausgeschiedenen Algen.

In zahlreichen Kulturen beobachtete ich, daß Gemmulae während ihrer Bildung verschwanden. Zum Zeitpunkt ihrer Bildung, solange noch keine feste Hülle besteht gehen Ae-

losoma und Lepadella dazu über, nicht nur Detritus zu fressen, sondern auch die frühen Gemmulastadien.

Ophidonais und Nais sind andere Anneliden, die in dem Milieu, in dem die Schwämme wohnen häufig vorkommen. Auf denselben Steinen, die von Schwämmen besiedelt waren, beobachtete ich, daß die beiden Anneliden inmitten des Schwammes von der Unterlage her ein "Nest" angelegt hatten. Es blieb unklar ob die Würmer dort gesessen haben als der Schwamm sich ausbreitete und er so um eine Gruppe von Anneliden herumwuchs, oder ob letztere in ihm sich eingeniestet hatten. Wahrscheinlicher ist die erste Möglichkeit, weil ich auch sehen konnte, daß die vorgenannten Anneliden durch die Poren und Kanäle in die Schwämme eingedrungen waren.

Bei Freilandexemplaren von Spongilla lacustris und bei ihrer Weiterzucht im Laboratorium fand ich Larven von Tendipediden¹⁾ in besonders dichten Populationen um die Schwammexemplare, die aber dadurch nicht geschädigt wurden. Sie wuchsen normal und wurden auch nicht von den Larven angefressen. Auch diese Larven fanden offensichtlich in der Nähe des Schwammes besonders günstige Lebensbedingungen (stärkerer Detritusanfall aus dem Schwammstoffwechsel?). Schwammnadeln in ihrem Darm, wie PAGAST (n. WESENBERG-LUND 1943) sie für Chironomiden- (= Tendipediden-) Larven aus Rußland angibt, konnte ich nicht finden.

Beziehungen zu den Schwämmen im Sinn von Parasitismus zeigen einige Rotatorien, Arthropoden und Molluskenarten. Die Schwammmilbe Unionicola crassipes ist nach Beobachtungen von MARSHALL (n. OLD 1933) ein Parasit von Spongilla

1) Herrn Dipl.Biol. E.Baumann danke ich für die Bestimmung.

lacustris, die auch ihre Eier im Schwamm ablegt. ARNDT & VIETS (1938) fanden das Tier als Parasit nicht nur in Spongilla lacustris sondern auch in Spongilla fragilis, Spongilla biseriata, Ephydatia fluviatilis, Ephydatia mülleri und Trochospongilla horrida. Unionicola longiseta in Spongilla lacustris und Unionicola affinis in Ephydatia crateriformis wurden beobachtet (ARNDT & VIETS 1938). Eier und Entwicklungsstadien von Unionicola (beim Autor als Atax spec. zitiert) fand WIERZEJSKI (1935) auch in Schwämmen. Ich konnte eine Milben-Art in Aquarien beobachten, in denen Schwämme verschiedener Arten gehalten wurden. Unter der Lupe konnte man feststellen, daß die Milben die Schwämme fressen. Die Beziehung ist wahrscheinlich noch enger. So traten in einigen Schwamm-Kulturen, welche mit sterilisiertem Wasser und sterilisierten Schalen gehalten wurden, kleine weiße Milben auf, welche z.T. die Schwämme auch gefressen haben. Diese Milben könnten frühe Stadien der oben genannten Art sein. In histologischen Schnitten von Spongilla lacustris konnte ich beobachten, daß im Innern des Schwammes sich ein Organismus befindet, der ein noch früheres Stadium derselben Milbe sein könnte (Abb.1).

Gut bekannt ist die Beziehung zwischen Schwämmen und Sisyra fuscata. Die Assoziation ist ein klarer Fall von Parasitismus. Nach SCHULZE (1922) steckt das Tier, mit dem Kopf nach außen gerichtet, in den Auswurfsöffnungen. ARNDT (1926) meint, daß Sisyra sich durch aufsaugen von Schwammteilchen ernährt. Nach OLD (1933) "It is also likely that insects may aid in the dissemination of sponges". Climacia areolaris der Familie der Sisyridae ist nach Untersuchungen von BROWN (1952) ebenfalls Parasit in Spongilla lacustris. Larven von Sisyra findet CARVAHLO (1942) in Ephydatia crateriformis von Brasilien.

Als Schwammfresser sind die Köcherfliegenlarven (KILIAN 1964) zu nennen. Leptocerus spongillae (GARBINI in WIERZEJSKI 1935) ernährt sich vom Schwammgewebe. Leptocerus fulvus ist nach WESENBERG-LUND (1939) einer der gefährlichsten Feinde der Spongillen. Ecnomus tenellus wurde von SCHULZE (1922) regelmäßig in Ephydatia fluviatilis gefunden. ARNDT (1926-1928) meint, daß Ecnomus und seine Larven Schwammfresser sind. Nach DYBOWSKI (n. WIERZEJSKI 1935) fressen Gammarus parasiticus und Gammarus violaceus ebenfalls Schwammgewebe und werden dabei grün (es handelte wahrscheinlich um grüne Exemplare von Spongilla). SIMROTH (n. ARNDT 1926) hat Spongillidennadeln im Darm der Schnecke Neritina fluviatilis gefunden. Unter den Vertebraten gibt ARNDT (1928) Plötzen, Bleie und Güster als Schwammfresser an. Bei den Fröschen hat KILIAN (1964) Schwammzellen und Nadeln im Darm von Rana esculenta festgestellt. Wie weit die genannten Vertebraten-Vertreter regelmäßig oder nur mehr oder weniger zufällig an Schwämmen fressen ist nicht genau zu übersehen.

Mollusken können Schwämme zerstören. KILIAN (1964) beobachtete, daß die Schnecken Schwämme mechanisch schädigen, sie aber nicht fressen. Der selbe Autor hat beobachtet, daß Rotatorien wie Limnias annulatus die Schwämme schädigen. Nais proboscidae und Aelosoma zerstören Schwämme des freien Biotops und in Aquarien (KILIAN 1964).

Eine andere Beziehung zeigt der Fisch Percilia gillissi, der als Ort der Brutpflege den Schwamm Spongilla igloiformis aufsucht und in den Kanälen seine Eier ablegt (KILIAN & CAMPOS 1969).

LAUTERBORN (1902) glaubt an die Wahrscheinlichkeit, daß Vögel wie Kibitze und Lachmöwen die Gemmulae von Schwämmen verschleppen.



Abb.1: Spongilla lacustris mit parasitischen Milben, die noch in ihrer Embryonalhülle eingeschlossen sind.

IV. DIE VERGESELLSCHAFTUNG MIT GRÜNALGEN

A. Die bisherigen Beobachtungen

Neben den meistens weiß bis schmutziggrau gefärbten Süßwasserschwämmen kommen auch intensiv grüne Exemplare vor. Bereits im vorigen Jahrhundert wurden erste Beobachtungen darüber angestellt (HOGG 1840), wobei man anfangs von tierischem Chlorophyll sprach.

Die grünen unizellulären Algen, die zusammen mit den Schwämmen leben, wurden zum ersten Mal von BRANDT (1881) bestimmt. Er stellt die Gattung *Zoochlorella* nov.gen.auf. Die Art, die in *Spongilla* lebt, nennt er *Zoochlorella parasitica*. Nach BRANDT besitzt die Alge einen oder mehrere Kerne, eine Cellulosemembran und ein Chromatophor.

BEIJERINCK (1890) gibt für *Chlorella* (*Zoochlorella*) *parasitica* BRANDT folgende Merkmale: 1-6 µm Durchmesser, Pyrenoid deutlich oder fehlend, ein Chromatophor, ein Kern, freie Zellbildung mit succesiver Zweiteilung, Teilprodukte 0,5-4 µm.

WELTNER (1891) stellte fest, daß Süßwasserschwämme verschiedenen pigmentiert sind. In einer späteren Arbeit (1893) fügt er hinzu, daß die grüne Farbe der Gemmulae von *Zoochlorellen* herrührt. Er und LANKESTER (1882) finden keine Stärkekörner. WIERZEJSKI (1935) greift bei seinen Arbeiten über grüne Gemmulae wieder auf die Vorstellungen WELTNERs zurück. LIMBERGER (1918) findet *Zoochlorellen* vorwiegend in den "Mesoderm-Zellen" von *Spongilla lacustris* und sie stammen nach ihm ebenfalls aus den Gemmulae.

LAUTERBORN (1902) beschreibt eine Vergesellschaftung von *Carterius stepanowi*¹⁾ mit *Scenedesmus quadricauda*

I) *Carterius stepanowi* = *Heteromeyenia stepanowii* (DYBOWSKY, 1884) nach PENNEY & RACEK (1968).

BREB., wobei er aber die Algen immer nur in der Sponginschicht der Basis oder der Nadelzüge antraf. Ein intrazelluläres Vorkommen wird von dem Autor nicht erwähnt, wohl aber ein gleichzeitiges Massenvorkommen im Wohnungswasser des Schwammes. Ähnlich liegen die Verhältnisse bei Ephydatia fluviatilis, die nach WEBER & WEBER-VAN BOSSE (1890) in Sumatra als Aufwuchs Trentepohlia spongophila trägt. Die Autoren sprechen zwar von einer Symbiose, geben aber dafür keine nähere Erklärung.

Eine umfassendere Studie über die Beziehungen zwischen den europäischen Süßwasserschwämmen und einer einzelligen Grünalge legt VAN TRIGT (1919) vor, mit dem Ergebnis, daß es sich um die Art Pleurococcus parasiticus handelt, die in den Amöbocyten vorkommt. Diese Alge ist aber auch freilebend, sie vermehrt sich vegetativ zu zwei Tochterzellen und kann sogar farblos sein. Pleurococcus parasiticus (VAN TRIGT) zeigt außerdem folgende Charakteristiken: runde oder ovale Gestalt, 1,7-3,8 µm Durchmesser, ein Kern, deutliche Zellwand auch bei der intrazellulären Form, Öltröpfchen von 0,4-1 µm Größe. Pyrenoid und Stärkekörner wurden nicht beobachtet. Das Eindringen der Algen in die Schwämme soll nach obigem Autor zusammen mit der Nahrung erfolgen. Dazu bemerkt ARNDT (1926): "Mittelbar übt das Licht auf dem Umweg über die Nahrung der Spongillen -einschließlich der Algensymbionten- einen wesentlichen Einfluß auf die Verteilung der Süßwasserschwämme aus".

BRØNSTED (1936) und JØRGENSEN (1946) finden in Dänemark grüne und braune Gemmulae, welche sowohl morphologische wie physiologische Unterschiede zeigen. Nach BRØNSTED & LØVTRUP (1953) sind die grünen Gemmulae dünnwandiger, sie keimen früher und in einem höheren Prozentsatz im Vergleich mit den braunen Gemmulae, die normalerweise

auch dickwandiger sind. Die Autoren vermuten, daß diese Erscheinung auf einer besseren Vitaminversorgung für die auskeimenden Zellen beruht. Der Sauerstoffverbrauch grüner Gemmulae ist in den ersten Tagen höher als der der Vergleichsgruppe mit algenfreien Kulturen, er bleibt aber nach etwa einer Woche auf gleicher Höhe mit dem der Abkömmlinge aus braunen Gemmulae. Nach BRØNSTED & BRØNSTED (1953) kann das Vorhandensein der Symbiose mit Zoochlorellen als eine Anpassung an das unstabile Frühlingsklima in Dänemark betrachtet werden. RASMONT & SCHMIDT (1967) glauben nicht, daß die Gemmulae von Spongilla lacustris irgendeinen Vorteil von den Zoochlorellen hätten. Nach ihnen treten bei der Keimung als charakteristische Eigenschaften der Archaeocyten immer Unterschiede im O_2 -Verbrauch in der von BRØNSTED beobachteten Größenordnung auf.

KILIAN (1964) zweifelt am Vorhandensein einer echten Symbiose und versichert "daß der ernährungsphysiologische Nutzen (der Algen) gering ist". MILLER (1964) stellte fest, daß die Algen innerhalb der Gemmulae von Spongilla lacustris den Eiweißabbau vermindern. Von TESSENOW (1969) wurden unter dem Elektronenmikroskop "symbiontische Algen" in Archaeocyten erkannt, allerdings ohne auf ihre Bedeutung einzugehen.

B. Eigene Untersuchungen

1) Charakterisierung und Verteilung der in Spongilliden beobachteten Algen

Von dem Ausgangsmaterial an grünen Schwämmen (Ruthsenbach, Darmstadt und Teich Tierhaus) wurden Rohkulturen isoliert, von denen Subkulturen an die "Sammlung von Algenkulturen, Pflanzenphysiologisches Institut der Universität Göttingen" kamen. Sie wurden bezeichnet als Algenkultur R1 (Ruthsenbach) und Algenkultur T1 (Tierhaus). Diese Kulturen wurden von dem Göttinger Institut und von mir weitergezüchtet. Nach einer Mitteilung von Herrn Dr. Koch¹⁾ scheint es sich bei der Kultur R1 um einen Vertreter der Gattung *Nannochloris* zu handeln, die keine typische Autosporenbildung zeigte. Die Kultur T1 enthielt ursprünglich *Ankistrodesmus convolutus* und eine *Chlorella vulgaris* ähnliche Form. Beide sind morphologisch gut unterscheidbar und für die weiteren Untersuchungen benutzte ich nur den Stamm *Chlorella vulgaris* var. Tierhaus²⁾.

Die intrazellulären Algen aus *Spongilla lacustris* (Tierhaus, Zoologisches Institut) -ich beschränkte mich für die histologische Untersuchung zunächst auf dieses Material- haben eine mehr oder weniger ovale Form (Abb.2). Man findet dabei zwei Größenklassen, eine von 3-4 μ m in der Längsachse, sie sind weniger zahlreich und eine von 1-2 μ m, die in größerer Anzahl vorkommen. Letztere sind wahrscheinlich Teilungsstadien.

Die Zellwand bei der zuvorgenannten Alge zeigt mit

1) dem ich auch an dieser Stelle noch einmal für seine freundliche Mithilfe danken möchte.

2) Diese Bezeichnung gilt weiterhin nur als Arbeitsbezeichnung, ohne nomenklatorischen Wert, solange keine absolut sichere Bestimmung möglich ist.

Chlorzinkjod eine positive Reaktion auf Cellulose, nur ist sie schwächer als bei anderen Arten ihrer Familie. Im elektronenmikroskopischen Bild erscheint die Zellwand als eine dünne (100 nm), im allgemeinen wenig kontrastreiche Schicht (Abb.3). Der leicht ovale Zellkern (maximaler Durchmesser 1,5 μ m) liegt immer auf einer Seite der Zelle. Seine doppelte Membran ist in Abb.4 erkennbar. Ein Nukleolus ist immer vorhanden (0,7 μ m Durchmesser). Das Dictyosom ist häufig darstellbar (Abb.4). Der einzige Chloroplast ist hufeisenförmig, wandständig und von einer Doppelmembran umgeben. Ein typisches Pyrenoid wurde nicht beobachtet. Die Nachweisreaktion für Stärke war positiv. Öltröpfchen als Reservestoff kommen vor (Abb.5). Die Algen sind immer von einer Vakuole mit doppelter Membran eingeschlossen (Abb.3). Die Mitochondrien bzw. das Mitochondrium vom Tubuli-Typ liegt normalerweise dem Chloroplast als längliches Gebilde an (Abb.2).

Die Verteilung der Algen im Schwamm versuchte ich durch direkte mikroskopische Beobachtung in Schnittpräparaten und mittels autoradiographischer Untersuchungen (s.S.7) festzustellen. Dabei zeigte sich, daß die meisten in Amöbocyten (Abb.6) enthalten sind, die ihrerseits mehr oder weniger regelmäßig im Schwamm verteilt sind. Pro Amöbocyte wurde in Quetschpräparate von Spongilla lacustris ein Mittel von 16 Algen gezählt (Minimum 7, Maximum 33). Soweit *Chlorella vulgaris* var. *Tierhaus* in Choanocyten vorkommen, sind sie dort auf 1-2 beschränkt. Ebenso ist es bei den Collencyten und Pinacocyten.

Teilungsstadien der Alge (Abb.7) innerhalb von Schwammzellen waren häufig zu beobachten.



Abb. 2: *Chlorella vulgaris* var. T1 in einer Amöbocyte von *Spongilla lacustris*. M = Mitochondrien.

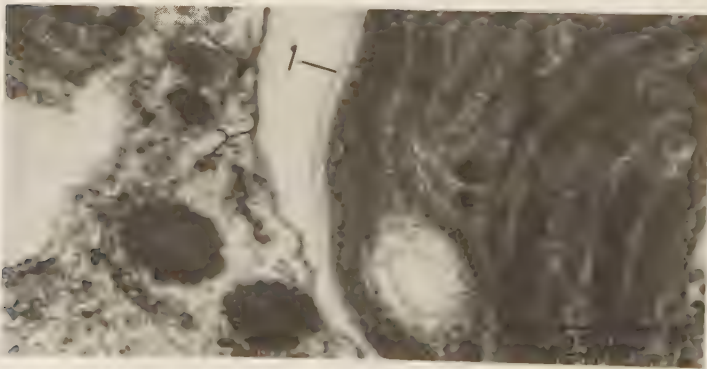


Abb. 3: *Chlorella vulgaris* var. T1 in einer Amöbocyten-Vakuole von *Spongilla lacustris*. 1) Zellwand
2) Doppelmembran der Vakuole.

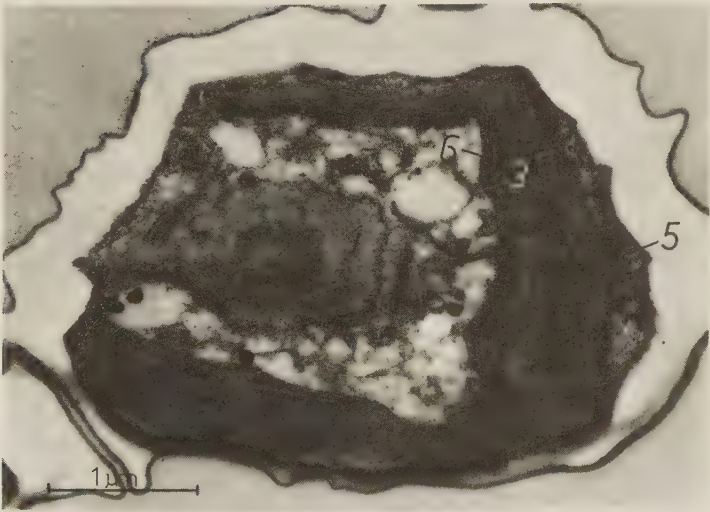


Abb.4: *Chlorella vulgaris* var.T1 in einer Vakuole von *Spongilla lacustris*. 1) Kern 2) Nukleolus
3) Chloroplast mit Thylakoiden 4) Dyciosom
5) Endoplasmatisches Retikulum 6) Doppelmembran
des Chloroplasts.



Abb.5: *Chlorella vulgaris* var.T1 in einer Amöbocyte.
1) Öltröpfchen 2) einige Mitochondrien der
Schwammzelle.



Abb.6: *Chlorella vulgaris* var.T1, deren Vorkommen fast ausschließlich auf Amöbocyten beschränkt ist.
a) Ausschnitt aus *Spongilla lacustris* mit mehreren Geißelkammern und *Chlorella*-haltigen Amöbocyten. b) freilegende Amöbocyte mit *Chlorella vulgaris* var.T1 und zahlreichen Mitochondrien.

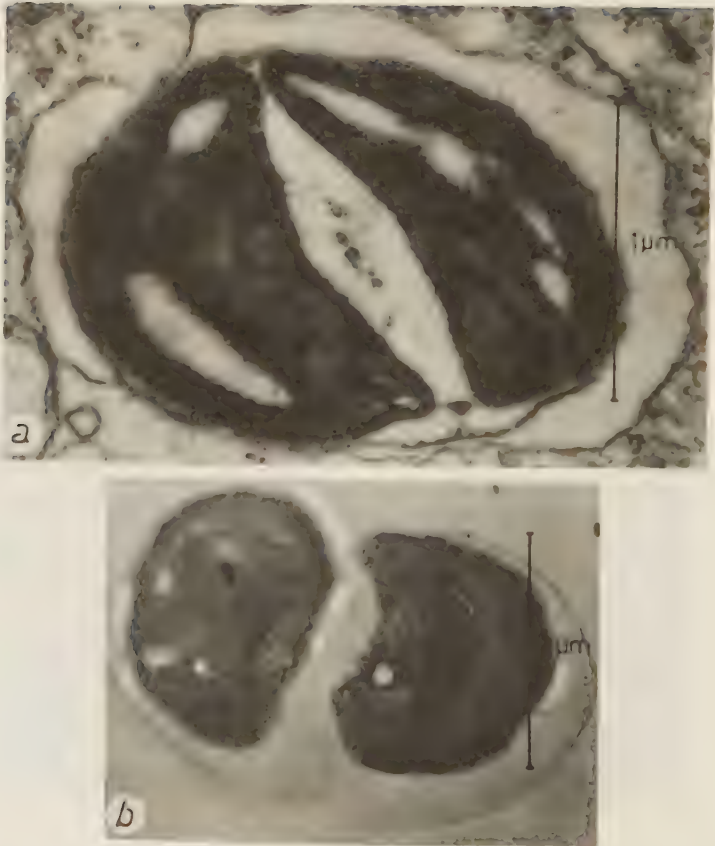


Abb.7: *Chlorella vulgaris* var.Tl. a) Teilung einer Zelle, die in der Vakuole einer Amöbocyte liegt. b) Teilungstadium aus einer Kultur auf Nähragar gewachsen.

2) Herkunft der Assoziation

Wenn man in der freien Natur auf Assoziationen von Schwämmen mit Algen stößt, drängt sich in erster Linie die Frage nach dem Ursprung dieses Phänomens auf und zwar unabhängig vom Einzelfall und seiner spezifischen Besonderheit. Dabei steht das Problem der Herkunft der Algen, die sich im Inneren der Schwammzellen befinden, im Vordergrund. Zwei Möglichkeiten der Erklärung bieten sich an:

- 1) Die Schwämme infizieren sich zu irgendeinem Zeitpunkt nach der Keimung
- 2) Die Algen werden entweder durch die Gemmulae (a) oder durch die Zygote (b) übertragen.

Schwämme als typische Filterer und Strudler haben einen intensiven Wasseraustausch mit ihrer Umgebung und die Wahrscheinlichkeit, daß sie auf diese Weise einzellige Algen aufnehmen ist sehr groß. Die Frage ist, ob die "Symbionten" auch im freien Biotop vorkommen. VAN TRIGT (1919) hat das durch experimentelle Infektionsversuche schon geprüft. Er erhielt auf diese Weise grüne Schwämme. Es ist zunächst aber ungewiß, mit welchen oder welcher Art er gearbeitet hat. Nach den Angaben von VAN TRIGT (s.S.18) handelt es sich bei den von ihm isolierten Algen um Pleurococcus parasiticus, die er deutlich von *Chlorella* unterscheidet. Die Richtigkeit dieser Bestimmung läßt sich nach seiner Beschreibung nicht entscheiden. Man muß damit rechnen, daß die von VAN TRIGT gefundenen Algen nicht identisch mit den von mir isolierten sind, oder daß seine Klassifizierung falsch ist und es sich doch eventuell um die gleiche Art handelt. Eine Nachprüfung der Infektionsversuche erschien jedenfalls erforderlich.

Nach der zuvor (s.S.6) angegebenen Weise habe ich die weiter oben beschriebenen Algen isoliert und damit Infek-

tionsversuche angestellt.

In ein Aquarium mit sterilisiertem Kulturmedium und Zusatz von 5 ml Algensuspension/l der jeweils zu testenden Algenart wurden farblose Kulturen verschiedenen Alters der in Tab.1 angeführten vier Schwammarten eingelegt. Die Beleuchtungsintensität auf der Schwammoberfläche betrug etwa 2000 lux mit einem Tag-Nacht-Rhythmus von 12 Stunden. Die Temperatur wurde konstant bei 21°C gehalten.

Das Ergebnis der Versuchsreihe ist in Tab.1 dargestellt.

Algen Kultur	Spongilla lac.	Spongilla frag.	Ephydat. fluv.	Ephydat. müll.
Chlorella pyrenoidosa	-	-	-	-
Algen- Stamm T1	+	+	+	+
Algen- Stamm R1	+	+	+	+
Chlorella vulg. 211/11h	+	?	+	?
Zoochlorella 211/40a	+	+	+	+
Zoochlorella 211/40b	+	+	+	+
Zoochlorella 211/40c	+	+	+	+

Tab.1 Infektionsversuch mit Grünalgen. + = Infektion annähernd 100%, ? = Infektion etwa 50%, - = keine Infektion.

Die vier Schwammarten infizieren sich nicht mit der Alge Chlorella pyrenoidosa. Man konnte nur in einigen Fällen, wie z.Bsp. bei Spongilla lacustris einen grünen Fleck in der Mitte des weißen Schwammes beobachten, welcher aber später verschwand. Ein Phänomen, daß immer dann auftritt,

wenn es sich um Partikeln handelt, die von dem Schwamm eliminiert werden. Mit den anderen Algenkulturen infizierten sich alle Schwämme. Es war nur festzustellen, daß die Intensität der Grünfärbung bei den verschiedenen Arten unterschiedlich war. Spongilla lacustris und Spongilla fragilis werden immer intensiv grün, dagegen erreichen Ephydatia fluviatilis und Ephydatia mülleri nur ein helles Grün. Die Schwämme nehmen die Algen vom ersten Tag ab und innerhalb weniger Minuten auf. Die Intensität der Färbung hängt von der Intensität der Algen-Konzentration im Wasser bzw. im Aquarium ab. Im Rahmen des experimentell möglichen wurde die Anfangskonzentration gleich gehalten. Die Schwämme wurden immer allmählich grün bis zu der für die jeweilige Art typischen maximalen Färbung.

Nach vier Wochen dieses Versuches blieben die Schwämme grün, die mit den Kulturen "Tierhaus" und "Ruthsenbach" infiziert wurden. Das Wasser des Aquariums blieb ebenfalls grün. Die Schwämme aber, denen Chlorella vulgaris (211/11h) zugesetzt wurden, verblaßten und nahmen innerhalb von 24 Stunden ein transparent weißes Aussehen an und das Wasser des Aquariums wurde farblos. Außerdem sammeln sich um die Schwämme grüne oder bräunliche Reste an. Diese Transparenz ist deutlich unterscheidbar von der weißlichen Färbung frisch ausgekeimter oder sonst ohne Algenkontakt gebliebenen Schwämmen. Ihre Ursache ist vielleicht in unterschiedlichen stoffwechselphysiologischen Verhältnissen zu suchen. Das Verhalten von Chlorella vulgaris (211/11h) in der in Frage stehenden Versuchsreihe läßt sich wohl so interpretieren: Die Alge ist von den untersuchten Spongilliden aufgenommen und verdaut worden, und die im freien Wasser lebenden Algen sind von dem Schwamm schneller herausgefiltert worden als sie sich ver-

mehrt haben.

Die elektronenmikroskopische Untersuchung von Spongilla lacustris, die mit Chlorella vulgaris (211/11h) infiziert waren, zeigt alle Algen in mehr oder weniger vorgeschrittenem Zustand der Verdauung (Abb.8a und 8b).¹⁾ Das farblos gewordene ursprüngliche Kulturmedium, d.h. das Wasser des Aquariums wurde nach Entfernung der Schwämme weiterhin unter der gleichen Belichtung und den gleichen Versuchsbedingungen gehalten. Es blieb auch nach 2-3 Wochen noch algenfrei. Das bedeutet, daß von dem ursprünglich darin gewachsenen Schwamm alle Algen herausgefiltert wurden und keine lebensfähigen Algen freigesetzt wurden.

Für die durch Infektion grün gewordenen Schwämme gibt es in bezug auf den Partner Algen folgende Möglichkeiten:

- a) Der Wirtsorganismus nimmt aus dem Wasser, wo sie sich vermehren, ständig Algen auf und scheidet sie unverdaut wieder aus.
- b) Die Algen im Schwamm werden verdaut, aber ständig durch Neuaufnahme aus dem umgebenden Medium ersetzt.
- c) Die in den Schwamm gelangten Algen bleiben intrazellulär lebensfähig und vermehren sich dort.

Um dies zu prüfen überführte ich grüne Schwämme nach einer Passage von mehreren Waschstufen in algenfreies Wasser. Schwämme, die mit den Kulturen "Ruthsenbach" und "Tierhaus" infiziert sind, blieben grün. Dagegen verblaßten Schwämme mit Zoochlorellen. Ephydatia fluviatilis, mit Zoochlorella infiziert, zeigte unter der Lupe, daß mit der Wasserströmung des Oscularrohres immer wieder

1) Beim Abbau von Chlorella vulgaris erweist sich der Chloroplast als widerstandsfähigste Zellorganell und hier wiederum die Thylakoiden.

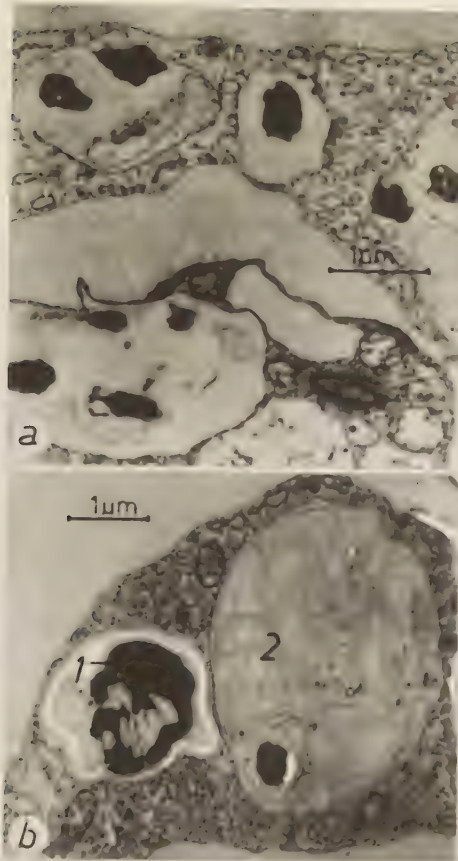


Abb.8: Spongilla lacustris mit Chlorella vulgaris in Verdauungsvakuolen. a) Übersichtsaufnahme von Amöbocyten mit Algen, die in der unten liegenden Vakuole besonders weitgehend verdaut sind. b) zwei Vakuolen mit Resten von Chlorella vulgaris, bei 1) ist der Chromatophor noch weitgehend erhalten, bei 2) lediglich das "Gerüst" der Thylakoiden.

grüne Partikeln ausgestoßen werden. Sie erwiesen sich teils als intakte Algen, teils als mehr oder weniger verdaute Reste davon. Die Zoochlorellen sind also aus dem Wasser aufgenommen aber nicht als "Symbionten" akzeptiert worden. Der Wirtsorganismus nimmt im algenfreien Medium seine ursprüngliche Färbung wieder an.

Daß bei den Kulturen mit *Chlorella vulgaris* var. und *Nannochloris spec.* die Schwämme grün blieben und keine Algen ausgeschieden wurden, zeigt an, daß sie im Schwamm sich weiter entwickeln konnten, und da das Wasser farblos blieb, konnten praktisch auch keine lebenden Algen vom Schwamm abgegeben worden sein. Die mikroskopische Beobachtung zeigte auch voll intakte Chlorellen in den Schwammzellen. Eine gewisse Rate davon wird aber offensichtlich doch verdaut, wie der relativ seltene Ausstoß grüner, nicht weiter definierbarer Partikeln zeigt und auch die elektronenmikroskopische Kontrolle (Abb.9) bestätigt.

Makroskopisch algenfreie Schwämme, d.h. nicht grün gefärbte, bilden stets nur weiß bis gelbbraune Gemmulae. Wo bei man allerdings bedenken muß, daß für eine direkt wahrnehmbare Grünfärbung schon eine erhebliche Anzahl von Algen erforderlich ist. Die lichtmikroskopische Untersuchung solcher Gemmulae gab keinen Hinweis auf ihr Vorkommen auch in nur Einzelfällen. In mehreren Tausend Keimsätzen sind aus ungefärbten Gemmulae nie grüne Schwämme hervorgegangen, wenn sie bei Belichtung in algenfreiem Medium gehalten wurden. Ebenso gab die elektronenmikroskopische Kontrolle keinen Anhalt für das Vorkommen auch nur einzelner Algen.

Mit Ausnahme von zwei, weiter unten angeführten Fällen, bildeten alle von mir in ihrem Lebensablauf beobachteten

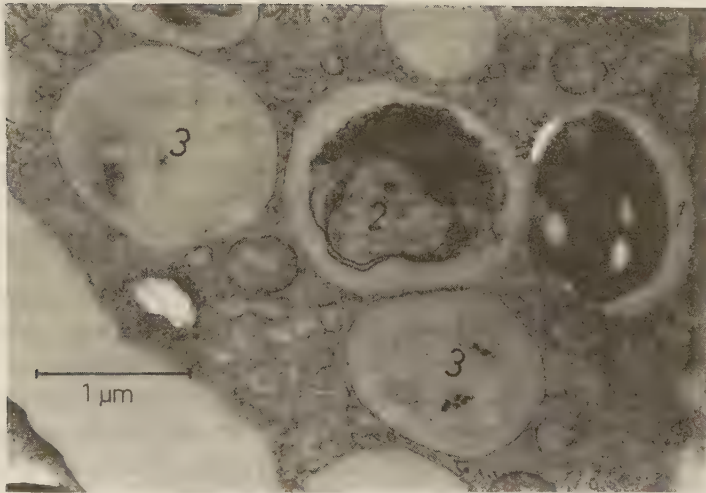


Abb.9: Amöbocyt (Ausschnitt) mit Chlorellen (grüner Spongilla lacustris): 1) normale junge Chlorella innerhalb einer Vakuole 2) verdaute Chlorella 3) leere Vakuolen.

grünen Exemplare von Spongilla lacustris keine äußerlich grün gefärbten Gemmulae. In Schnitten und Quetschpräparaten konnte ich darin ebenfalls keine Algen finden.

Die Untersuchung der nicht grünen Gemmulae algenhaltiger Schwämme, in Quetschpräparaten, Paraffin- und Ultradünnschnitten gab keinen Hinweis für das auch nur vereinzelte Vorkommen von Grünalgen. Es kann aber nicht völlig ausgeschlossen werden, daß sie in dem einen oder anderen Fall doch nicht erfaßt worden sind.

Schwämme aus den zuvor genannten Gemmulae in algenfreiem Medium gezüchtet blieben ebenfalls algenfrei. Die Wahrscheinlichkeit, daß von solchen Gemmulae Algen auf die nächstjährige Schwammgeneration übertragen werden erscheint somit sehr gering.

Algenhaltige grüne Gemmulae, wie sie JØRGENSEN (1946) und BRØNSTED (1936) in Dänemark und RASMONT (1954) in Belgien gefunden haben, konnten von mir erst 1970 beobachtet werden. Sie bildeten sich bei einigen Exemplaren von Spongilla lacustris in der Lahn und bei der gleichen Art in einem Versuchsteich des Institutes. Wir kennen die Bedingungen für ihr relativ seltenes Auftreten nicht.

So bildet Heteromeyenia spec. (KILIAN 1967) die massenhaft in einem Fluß Südchiles vorkommt und dort durch eine noch nicht näher bestimmte Chlorella-Art stets intensiv grün gefärbt ist, während eines Beobachtungszeitraumes von 12 Jahren nur braune Gemmulae. Die daraus ausgekeimten Schwämme blieben auch unter Lichteinfluß bei einigen orientierenden Versuchen algenfrei.

Die weiter oben genannten grünen Gemmulae aus dem Raum Gießen behielten ihre Färbung bis zum Zeitpunkt dieser Niederschrift, d.h. bis jetzt vier Monate bei. Die Mehrzahl ihrer Archaeocyten enthalten neben den zahlreichen

Dotterkörnern immer einige Chlorellen mit normal aussehenden Chloroplasten. Aus diesen Gemmulae, die ebenso wie die von BRØNSTED (s.S.18) eine dünnere Gemmulahülle hatten, keimten nach fünf Tagen unter einer Beleuchtung von 500 lux Schwämme aus, deren Amöbocyten Algen enthielten. Die äußere Farbe dieser Spongilla lacustris war leicht grün.

Die Tatsache, daß grüne Schwämme in der Mehrzahl der Fälle, bei der Ausbildung von Gemmulae ihre ursprüngliche Färbung verlieren und diese Gemmulae auch algenfrei sind, spricht dafür, daß die Chlorellen entweder vor der Gemmulabildung freigesetzt werden oder aber vom Schwamm verdaut werden, der damit Reservematerial in den Archaeocyten speichert. Eine Übertragung in diesem Falle findet nicht statt. Die neue Schwammgeneration kann dann nur durch die entsprechenden Algen aus dem Wasser ihres Lebensraumes wieder neuinfiziert werden. Die grünen Gemmulae sind offensichtlich in der Lage, von einer aktiven Wachstumsperiode zur nächsten Generation die Übertragung der Algen zu ermöglichen. Wie lange Algen in den Gemmulae lebensfähig bleiben, läßt sich zur Zeit noch nicht übersehen. Aber auch für die Schwämme, die aus grünen Gemmulae ausgekeimt sind, besteht die Möglichkeit einer Reinfektion aus dem freien Wasser ihres Lebensraumes.

Für die Möglichkeit einer Übertragung der Algen durch die Zygote gibt es in der Literatur keine direkten Hinweise und geschlechtliche Fortpflanzung, die bei den Süßwasserschwämmen nicht regelmäßig auftritt, wurde von mir nicht unmittelbar beobachtet. Es soll jedoch auf folgenden Fall hingewiesen werden: In einem der Teiche unseres Tierhauses wurden im Sommer 1969 auf der Unterseite von Blättern der Seerose (Nymphaea alba L.) grüne Schwäm-

me entdeckt, die dort bis Ende des Sommers, allerdings ohne Gemmulae zu bilden, verblieben. Besagte Schwämme entstanden mit großer Wahrscheinlichkeit aus einer Zygote, denn auf der Unterseite eines Seerosenblattes konnte sich nur eine Schwamm-Larve festsetzen. Diese, in großer Anzahl untersuchten Exemplare umschlossen nie eine Gemmulahülle, wie das normalerweise bei der ungeschlechtlichen Vermehrung der Fall ist. Dabei bleibt die Frage offen, ob diese grünen Schwämme ihre "Symbionten" einer Übertragung durch das Ei oder einer Reinfektion verdanken.

3) Experimentelle Beeinflussung des Schwammes und der Algen

In der natürlichen Umwelt dieser Organismen sind Licht, Temperatur und Nahrung ausschlaggebende Parameter. In der vorliegenden Arbeit wurde der Versuch unternommen, experimentell den Einfluß dieser Faktoren auf Algen und Schwämme sowohl einzeln als auch in bezug auf ihre Lebensgemeinschaft zu bestimmen, um den Grad gegenseitigen Abhängigkeit ermitteln zu können.

a) Einfluß des Lichtmangels

Unter gleichen Bedingungen von Temperatur und Nahrung wurden 100 grüne Exemplare von Spongilla lacustris aus Gemmulae-Material "Ruthsenbach" unter Dauerlicht von 2000 lux und 500 Tiere in Dunkelheit gehalten. Nach einer Woche blieben die beleuchteten Schwämme grün und die unbeleuchteten verblaßten. Ein Teil (50 Stück) der letzteren kam danach unter Beleuchtung. Nach wenigen Tagen wurden sie wieder grün. Auf diese Weise wurden jede Woche die unbeleuchteten Schwämme beobachtet und ein Teil von ihnen neu dem Licht ausgesetzt. Nach zwei Wochen war eine ge-

wisse Aufhellung der "Dunkel-Schwämme" zu bemerken. Quetschpräparate von diesen Tieren zeigten, daß die Zellen nur noch wenige Algen enthielten und, daß die Algen selbst hellgrün und nicht mehr intensiv grün geworden waren. Nach vier Wochen war festzustellen, daß die Schwämme noch weiter an Farbe verloren hatten. Nach sechs Wochen waren die Tiere augenscheinlich gelb und nur 60% von ihnen ergrüntes wieder unter Lichteinfluß. Nach acht Wochen wurden nur etwa 20% wieder grün.

b) Einfluß der Kälte

Können Schwämme längere Zeit unter Kälteeinwirkung leben, wenn sie zusammen mit Algen wohnen? Dazu wurde folgender Versuch durchgeführt: Parallele Kulturen von grünen Spongilla lacustris und Algen wurden bei 10°C, 15°C und 21°C unter Beleuchtung gehalten. Schon nach zwei Wochen ließ sich erkennen, daß die Algen bei 10°C und 15°C Aggregate bilden. Die Algenkultur blieb zwar nicht mehr homogen, aber grün. Nach etwa 10 Tagen bildeten bei 15°C die grünen und weißen Schwämme Gemmulae. Bei 10°C kam in beiden Versuchsreihen keine vollständige Gemmulation mehr zustande, sondern es traten Gewebeschäden ein. Selbst unter Beleuchtung verblaßten die Schwämme in den zwei angegebenen Temperaturbereichen. Die Gemmulabildung trat in allen Fällen bei den grünen Gemmulae um 1-2 Tage später ein. Bei 21°C leben Schwämme und Algen normal. Die Kälte schädigt somit die Algen und verkürzt das Leben des Schwammes.

c) Hungerversuche

Es war zu vermuten, daß zwischen weißen und grünen Schwämmen ein Unterschied in bezug auf mangelndes Futterangebot besteht. Zur Klärung dieser Frage wurde folgen-

der Versuch angestellt: Je 100 grüne und weiße Schwämme wurden in abgekochtem Leitungswasser unter gleichen Licht- und Temperaturbedingungen gehalten. Nach 4-5 Wochen degenerierte ein Teil der weißen Schwämme, andere bildeten Gemmulae und die übrigen wurden von Rotatorien und Protozoen gefressen. Die grünen Schwämme lebten unter den gleichen Bedingungen doppelt so lange, bzw. der Versuch wurde nach 2 Monaten seines eindeutigen Resultates wegen abgebrochen. Ein Teil der grünen Schwämme konnte aber noch mehrere Monate lang beobachtet werden. Sie blieben voll aktiv. Außerdem wurden grüne und weiße Schwämme, sowie Algenkulturen in verschiedenen Medien gehalten (Nährlösungen nach VAN TRIGT 1919, nach KUHLE & LORENZEN 1964, abgekochtes Wasser eines Fisch-Aquariums, Wasser + Algendekot, Leitungswasser). Im Wasser mit Zusatz eines Nährmediums wurde *Spongilla* auffallend grüner als die "Hunger-Schwämme" (Leitungswasser). Das bedeutet, daß damit auch die Lebensbedingungen für die Algen sich verbessert haben. Die Schwämme selbst zeigten ein stärkeres Massenzunahme. Reine Kulturen von *Chlorella vulgaris* var. R1 in den zuvor genannten Medien wuchsen ebenfalls besser, d.h. sie vermehrten sich stärker.

Ferner prüfte ich die von VAN TRIGT (1919) benutzten Nährlösungen mit Glucose und Pepton (Pepton trocken für bakteriologische Zwecke MERCK) bezüglich ihres Einflusses auf *Chlorella vulgaris* var. R1 und *Spongilla lacustris*. Die Algen entwickelten sich dabei weder besser noch lebten sie länger. Es entwickelte sich aber eine starke Bakterienflora. Unter Umständen hat deren Einfluß sich nachteilig ausgewirkt. Auf weiße und grüne Schwämme wirkten die beiden Testmedien weder positiv noch negativ ein, ihre Entwicklung verlief gleich mit der ersten Versuchs-

reihe (Lösungen nach KUHLE & LORENZEN, VAN TRIGT, abgekochte Algen und abgekochtes Wasser eines Fisch-Aquariums). Kulturen von grünen und weißen Schwämmen in bakterienhaltigen Medien aus den Peptonversuchen entwickelten sich normal.

Danach wurden zwei Reihen von Kulturen verglichen: 1) grüne Schwämme unter Beleuchtung 2) grüne Schwämme im Dunkeln. Die beleuchteten grünen Schwämme konnten längere Zeit hungern als die Schwämme in Dunkelheit. Unbeleuchtete grüne Schwämme leben länger als die weißen Schwämme, die unter Beleuchtung hungern, d.h., daß die Algen für die Überlebenschancen des Schwammes eine wichtige Rolle spielen, die darin besteht, daß die Schwämme in Fällen extremster Aushungerung auf die in ihnen lebenden Algen zurückgreifen können.

V. DISKUSSION

Die Beurteilung der Beziehungen von Süßwasserschwämmen zu den auf, in oder um sie herum anzutreffenden Tieren bereitet im allgemeinen erhebliche Schwierigkeiten. Sofern es sich nicht um solche Arten handelt, die innerhalb kurzer Zeit einen Schwamm durch Fraß oder mechanische Zerstörung direkt sichtbar schädigen, verdeckt die geringe Formkonstanz einerseits und das große Regenerationsvermögen andererseits das Ausmaß der Beeinträchtigungen. Zudem dürfte die Anzahl der mehr oder weniger zufällig in den Bereich eines Süßwasserschwammes gekommenen Tiere relativ groß sein. In den meisten Fällen kennen wir auch zuwenig die Biologie der hier in Frage stehenden Organismen. Hier könnten zum Teil nur intensive und langdauernde Freilandbeobachtungen weiterführen. Die waren mir in dem zu wünschenden Umfang nicht möglich. Meine Angaben über die Vergesellschaftung beziehen sich weitgehend auf Arten, die mit Materialsammlungen aus dem Freien in die Laboratoriumszuchten eingeschleppt wurden.

Jeder sich auf der Schwammoberfläche, d.h. praktisch immer auf dem Porenfeld der Dermalmembran festsetzenden Organismus dürfte mehr oder weniger den Wasserstrom in das Innere des Schwammes behindern. Dieser Wasserstrom könnte aber, vor allem in stehenden Gewässern wenig mobilen Tieren unter Umständen ein größeres Nahrungsangebot bringen. Benachteiligt wäre der Schwamm wohl in jedem Falle. Ob die von mir auf der Schwammoberfläche (einmal etwa 50 cm²) beobachteten Hydren (mehr als 10) bevorzugt diesen Platz aufgesucht haben, war nicht zu entscheiden, ebensowenig, wie weit sie nur auf dem "Dach" des Epithels oder auch auf den Nadelpfeilern saßen.

Auffällig ist die Konzentrierung von Protozoen auf

und um ältere Exemplare von Süßwasserschwämmen in Laboratoriumskulturen, besonders dann, wenn sie schon Degenerationerscheinungen zeigen. In vielen Fällen ist dabei kaum zu entscheiden, ob die Schwämme an Körpermasse verlieren weil sie von Schädlingen befallen werden, oder ob Protozoen und auch Bakterien sich verstärkt entwickeln, weil der aus anderen Gründen allmählich eingehende Schwamm ihnen zur guten Nahrungsquelle wird. Deutlich sichtbar ist die bevorzugte Aufnahme von vom Schwamm ausgestoßenen lebenden oder angedauten Grünalgen durch Amöben, Rotatorien (vor allem bei *Lepadella* beobachtet) und Aelosomatiden. Bei letzteren wird es besonders dadurch auffällig, daß in dem sonst durchsichtigen Körper sich der Darm intensiv grün abhebt.

Wenn *Lepadella* (Rotatoria), wie deutlich sichtbar war, Partikeln von der Dermalmembran abweidet, dann ist dieses Verhalten sicher für den Schwamm von Vorteil, denn Süßwasserschwämme werden durch suspendierte Partikeln, die die Poren und Kanäle verstopfen können, eindeutig geschädigt. Auch "Exkreme" des Schwammes sind zunächst noch als Klumpen mit der Dermalmembran verbunden (KILIAN 1952) und könnten auf diese Weise schneller eliminiert werden. Man muß aber auch damit rechnen, daß *Lepadella* mit seinen Zehen das Schwammepithel beschädigt. Die ringförmige Eiablage um den Schwamm deutet auf ein engeres Assoziierungsverhältnis.

Eine direkte Beobachtung, ob Nais und Ophidonais Schwammzellen fressen, war nicht möglich. Sie schädigen aber sicher den Wirt durch ihren Aufenthalt im Subdermalraum und den Kanälen, besonders aber durch die Anlage von "Gespinstnestern", für die sie unter Umständen Teile des Schwammkörpers zerstören.

Am eindeutigsten war auch in meinen Kulturen das parasitische Verhalten von Milben zu sehen.

Die ersten Beobachter grüner Schwämme schlossen noch die Möglichkeit ein, daß hier tierisches Chlorophyll vorläge (HOGG 1840). Als dann BRANDT (1881) einzellige grüne Algen als Ursache erkannte, war die Frage gestellt, um welche Art oder Arten es sich dabei handelt und welche gegenseitige Beziehungen zwischen Schwamm und Alge bestehen. -Die von WEBER & WEBER-VAN BOSSE (1890) angegebene Trentepohlia spongophila als Aufwuchsform soll für die weitere Diskussion nicht in Betracht gezogen werden.-

Die einwandfreie Klassifizierung der intrazellulären Algen bereitet erhebliche Schwierigkeiten, weil es sich um sehr kleine Formen handelt und weil wir noch nicht wissen, wieviel Arten als Einwohner bei Schwämmen in Frage kommen. Trotz unterschiedlicher Benennung der von BRANDT (1881) und VAN TRIGT (1919) beobachteten Algen ist keineswegs sicher, ob es verschiedene Arten waren. Dafür wären drei Möglichkeiten denkbar: 1. Das Verhältnis Schwamm Alge könnte so spezialisiert sein, daß die Algen außerhalb von Schwammzellen nicht mehr oder nicht längere Zeit lebensfähig sind. Dann müßte aber normalerweise ihre Weitergabe an die nächste Generation möglich sein (s.S.27). 2. Es handelt sich nur um eine Art, die intrazellulär und frei vorkommt. 3. Mehrere Arten sind in der Lage einige oder längere Zeit in Schwammzellen zu leben und sind sonst Formen des freien Wasser. Von den Literaturangaben über einzellige Grünalgen in Schwämmen sollen nur die von BRANDT (1881) und VAN TRIGT (1919) verglichen werden, als die einzigen Autoren, die sich intensiver und experimentell damit beschäftigt haben. Ihre unterschiedliche Namensgebung ist noch kein Beweis dafür, daß beide unter-

schiedliche Arten beobachtet haben, obwohl VAN TRIGT diese Möglichkeit in Betracht zieht.

Man muß damit rechnen, daß die in Frage kommenden Algen sowohl der Größe nach variieren als auch durch Einwirkungen ihres Wirtes, unterschiedliche Kern- und Fortpflanzungsverhältnisse gegenüber freie Formen haben können. Da eine ganze Reihe von Unterarten bei Chlorella vulgaris bekannt sind, die sich nur durch unterschiedliche Enzymaktivitäten unterscheiden lassen, ist ihre Bestimmung auf Grund morphologischer Kriterien nicht möglich.

Aus grünen Schwämmen von drei verschiedenen Fundorten, nämlich Ruthsenbach bei Darmstadt, ein Versuchsteich des Institutes und aus dem Río Damas (Südchile), konnte ich Algenstämmen isolieren, die teils Mischkulturen ergaben aber zum anderen auch eindeutig unterscheidbaren Arten bzw. Stämmen entsprachen. Für weitere Untersuchungen erscheint es besonders wichtig das Spektrum der für eine "Algensymbiose" in Frage kommenden Arten zu erfassen. Mit den bisher aus der Literatur und auch aus meinen Untersuchungen hierzu vorliegenden Beobachtungen lassen sich keine allgemeingültigen Ergebnisse ableiten. Die Aussagen gelten jeweils immer nur für das Verhältnis der im speziellen Fall untersuchten Algen zu ihrem Wirtsschwamm.

Über die Verteilung der Algen im Schwamm sind sich praktisch alle Autoren einig, daß sie vorwiegend in Amöbocyten bzw. Zellen die wir heute als Amöbocyten bezeichnen, vorkommen. Auch meine Beobachtungen ergeben kein anderes Bild. Zur eingehenderen Analyse der Verteilung einzelner Algenstämmen habe ich ihren Weg mit autoradiographischen Methoden verfolgt. In erster Linie sieht man ihre regelmäßige Verteilung im Schwamm-"Gewebe", wobei

jedoch keine *Chlorella vulgaris* var. R1 in der Dermalmembran beobachtet wurde (100 Schnitte). Dagegen wurde Chlorella vulgaris (211/11h) in 27 von 100 Schnitten in der Dermalmembran angetroffen.

Vergleicht man nun die Autoradiogramme zweier Proben, von denen die erste (1) eine und die zweite (2) 48 Stunden mit markierten *Chlorella vulgaris* var. R1 infiziert wurden, so ergibt sich, daß die schwarzen Punkte, die die Lokalisierung der Algen anzeigen, bei (1) sehr stark konzentriert sind und im Gegensatz dazu bei (2) weitgehend verstreut sind (Abb.10). Ein ähnliches und vergleichbares Bild haben wir bei Chlorella vulgaris (211/11h) in Abb.11. Was bedeutet die Zerstreuung der Punkte in beiden Fällen? Es gibt drei Möglichkeiten der Erklärung: 1) Die Algen haben sich entweder vermehrt oder 2) sie sind verdaut worden und die daraus resultierenden Stoffwechselprodukte sind im Schwamm verteilt worden oder 3) Stoffwechselprodukte der intakten Algen sind vom Schwamm aufgenommen worden. Die Fortpflanzung bei unseren Kulturen R1 war relativ langsam und bei Chlorella vulgaris (211/11h) war sie noch geringer (unter Umständen in beiden Fällen beeinflusst durch die Kulturmethode). Die erste Möglichkeit erscheint unwahrscheinlich, weil nicht jeder Schwarze Punkt in den Proben von 48 Stunden immer einer Alge entspricht. Die zweite Möglichkeit, nämlich eine schnelle und regelmäßige Verdauung (innerhalb von 48 Stunden) der Algen ist auf Grund direkter Beobachtungen und nach den elektronenmikroskopischen Kontrollen sehr unwahrscheinlich. So bleibt noch die 3. Möglichkeit. Wir müssen damit rechnen, daß die Algen Stoffwechselprodukte an die Schwammzellen abgegeben haben ohne im einzelnen zu wissen welche. Die Analyse der Blindproben bei den Algenkulturen mit mar-

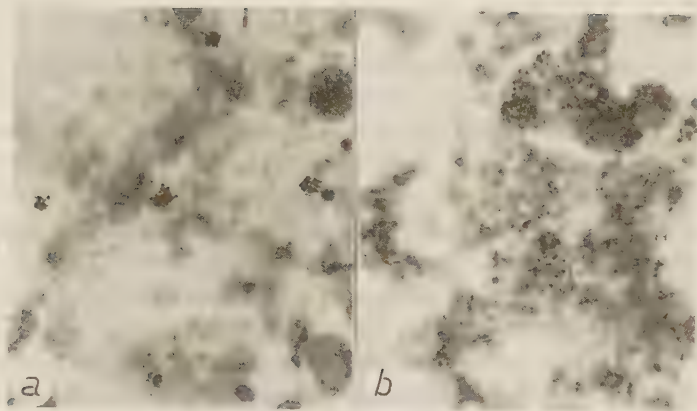


Abb.10: Chlorella vulgaris var.R1 in Spongilla lacustris
Autoradiogramme + GIEMSA-Färbung. a) 1 h nach In-
fektion b) 48 h nach Infektion. Vergr. 1000-fach.

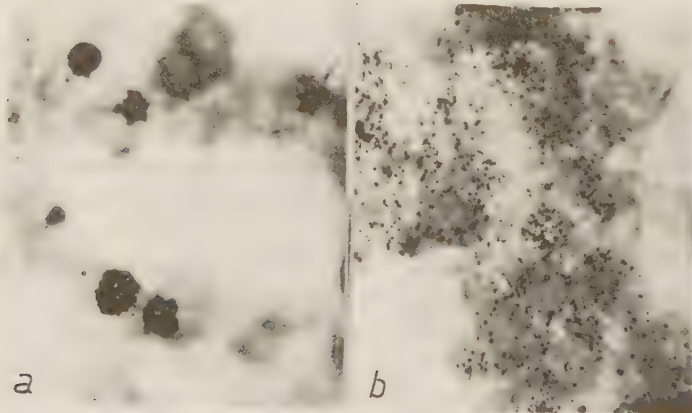


Abb.11: Chlorella vulgaris (211/11h) in Spongilla lacus-
tris. Autoradiogramme + GIEMSA-Färbung. a) 1 h
nach Infektion b) 48 h nach Infektion. Vergr.
1000-fach.

kiertem Lysin ergab keine merkliche Radioaktivität außerhalb der Zellen. Innerhalb gewisser Grenzen muß man aber auch damit rechnen, daß die drei Möglichkeiten mit unterschiedlichen Anteilen kombiniert aufgetreten sind. Die Übertragung bestimmter Substanzen von den Algen zum Schwamm und umgekehrt, kann nur in entsprechenden Markierungsversuchen untersucht werden und nur hier ist der Schlüssel zum Verständnis der Beziehungen zwischen beiden Partnern zu suchen.

Die Assoziation zwischen Süßwasserschwämmen und grünen Algen wird in den meisten Fällen ohne nähere Untersuchung als eine Symbiose, also im Sinne gegenseitigen Nutzens betrachtet. In der vorliegenden Untersuchung sollte, wie schon früher angeführt, analysiert werden, welche Mechanismen der gegenseitigen Beziehungen zwischen Spongilla lacustris und ihren intrazellulären Algen bestehen. Es stellt sich als erste die Frage: Ist ihr Zusammenleben lebensnotwendig? Wir können mit Sicherheit sagen, daß dies für das Verhältnis der beiden Organismengruppen zueinander keineswegs der Fall ist. Die Schwämme können durchaus ohne Algen leben. Die Algen lassen sich aus dem Wirtsschwamm isolieren und getrennt weiterzüchten. Morphologisch ähnliche Formen werden auch in der freien Natur beobachtet.

Es ist selbstverständlich, daß für die Isolierung von intrazellulären Algen aus Schwämmen sterile Kautelen beachtet werden müssen, aber es liegt in der Organisationsform der Schwämme begründet, wenn man nicht immer ganz sicher sein kann den wirklich typischen "Symbiont" isoliert zu haben. Das gilt sowohl für die Versuche von VAN TRIGT als auch für die meinen. Wirkliche Sicherheit für die Identität der Ausgangsform wäre nur gegeben, wenn man

mit mikrochirurgischen Methoden eine Alge aus einer Zelle isolieren und weiterzüchten würde. Ich habe auf dieses Verfahren verzichtet, weil auch dieser Weg noch einen Unsicherheitsfaktor enthält insofern, als man das individuelle Vorleben dieser Alge praktisch nicht verfolgen kann. So wäre die Möglichkeit nicht ganz auszuschließen, unter Umständen eine nicht symbiontische, aber noch lebensfähige Alge aus einer Nahrungsvakuole als Ausgangsform benutzt zu haben.

Da nach meinen Beobachtungen die Mehrzahl aller Algen in den grünen Schwämmen mit hoher Wahrscheinlichkeit "symbiontische Algen" sind, ist es versuchstechnisch einfacher und bis zu einem gewissen Grad auch sicherer, möglichst viele Algen als Ausgangsmaterial von gut gewachsenen Schwämmen zu haben. Wenn sich dann aus diesen Rohkulturen homogene Stämme weiterzüchten lassen, mit denen dauerhafte Infektionen möglich sind, dann kann man relativ sicher sein, den spezifischen Algen-Partner, sofern es überhaupt ein solches gibt, vor sich zu haben.

Die Wahrscheinlichkeit, daß die von mir isolierten und weiter beobachteten Algenstämmen (T1 und R1) mit den "Symbionten" identisch sind, ist sehr groß, weil sie in der Lage waren, algenfreie Exemplare von Spongilla lacustris zu infizieren, sich darin zu vermehren und, daß diese Schwämme über viele Monate unter entsprechenden Lichtbedingungen gleichmäßig grün blieben, im Gegensatz zu den Vergleichsgruppen, denen Chlorella vulgaris zugesetzt war.

Der Form und Größe nach sind die aus Spongilliden isolierten Algen von solchen die im freien Wasser leben nicht zu unterscheiden. Darauf hat auch VAN TRIGT hingewiesen. Ob sie tatsächlich identisch mit solchen sind, wäre nur durch genaue Vergleichsuntersuchungen bezüglich

ihrer chemischen Aktivitäten zu entscheiden. Bei den mir zur Verfügung stehenden Möglichkeiten waren solche Untersuchungen nicht durchzuführen. Die Tatsache aber, daß meine Kulturen über viele Monate und z.T. auch über zwei Jahre in Suspension und Agar-Kulturen gezüchtet und auch zur Wiederinfektion verwandt werden konnten, spricht dafür, daß die intrazellulären Algen der Spongilliden auch in der freien Natur vorkommen.

BRANDT (1881) hat seine in den Schwammzellen beobachteten Algen als Zoochlorella parasitica bezeichnet und durch seine Namensgebung einen Schluß vorweggenommen für den er den Beweis schuldig bleibt. Es gibt aber auch keinen Anhalt dafür, daß die bisher in den Spongilliden beobachteten Algen Parasiten wären; ganz im Gegenteil, nach den Beobachtungen von BRØNSTED & LØVTRUP (1953) sind grüne Gemmulae bei der Keimung begünstigt und nach den hier vorliegenden Untersuchungen sind die adulten Schwämme widerstandsfähiger (s.S.36).

Bei der Frage nach den beidseitigen Beziehungen zwischen intrazellulären Algen und Wirt müssen wir davon ausgehen, daß es kein einfaches Nebeneinander, d.h. keinen Kommensalismus zwischen diesen beiden Organismengruppen gibt. Es ist unwahrscheinlich, daß bei den Schwämmen eine Ausnahme besteht. Wenn auch die Beziehung gegenseitigen Nutzens noch nicht klar zu übersehen sind, so dürften sie doch weiterreichend sein als nur die eines Kommensalismus. Es soll versucht werden das noch etwas näher zu analysieren. Die Frage, ob die Lebensbedingungen für die Alge innerhalb des Schwammes günstig sind läßt sich direkt nicht klar beantworten. Das Vorkommen von Teilungsstadien spricht dafür. Wenn die Bedingungen ungünstig wären, würden die Algen Sporen im Sinne von

Dauerformen bilden. Ihr Stoffwechsel scheint im großem und ganzen normal abzulaufen. Unsere Algen bilden Lipoid-einschlüsse und Stärke (Abb.12). Es läßt sich aber noch nicht mit Sicherheit sagen in welchem Ausmaß und in welchen Entwicklungsphasen letztere besonders zahlreich auftritt. Man muß auch damit rechnen, daß eventuell schon Glucose an die Schwammzelle abgegeben wird und dann nicht mehr für die Stärkebildung zur Verfügung steht.

Solange die Algen in dem für sie relativ homogenen Milieu "Zelle" leben, sind sie unter Umständen auch nicht so sehr auf die Anlage von Reservestoffen angewiesen. Stoffwechselphysiologische Untersuchungen der "symbiontische Algen" mit markierten Substanzen dürften sicher weitere Hinweise für ihre Bedeutung im Partnerschaftsverhältnis geben.

Auffällig ist die Erscheinung, daß in den grünen Gemmulae die intrazellulären Algen, denen sie ihre Farbe verdanken, auch bei mehrmonatigem Lichtausschluß (bis jetzt 4 Monate beobachtet) intensiv grüne Chloroplasten haben. Im Vergleich dazu verblassen die gleichen Chlorellen in Agar- und Nährlösungskulturen, und bis zu einem gewissen Grade auch innerhalb der Zellen abgedunkelter Schwämme (s.S.37). Es wäre denkbar, daß die Hemmung enzymatischer Prozesse in den Gemmulae auch den Algen zugute kommt, d. h. sie unter diesen Bedingungen länger lebensfähig leben.

Rein spekulativ hat man früher, und so auch VAN TRIGT angenommen, daß die Algen zumindest N-haltige Stoffwechsel-Endprodukte und CO_2 des Schwammes ausnutzen können. Einen direkten Beweis dafür oder dagegen gibt es allerdings bis jetzt noch nicht. So scheidet z.Bsp. Ephydatia fluviatilis NH_3 aus (KILIAN 1964). Das gleiche ist für Spongilla lacustris sehr wahrscheinlich.

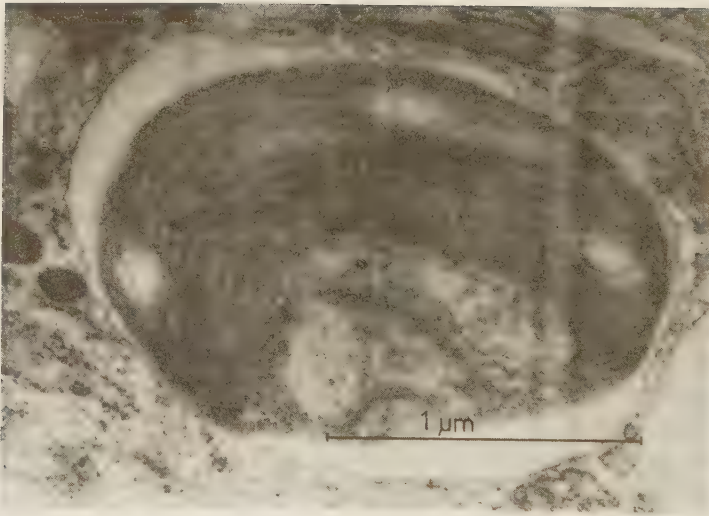


Abb.12: Spongilla lacustris (Ausschnitt) mit Chlorella vulgaris var.T1, in deren Thylakoidstapel Stärkekörner eingebettet sind.

Es erscheint nicht ausgeschlossen, daß intrazelluläre Algen gelöste organische Substanzen für ihren eigenen Stoffwechsel nutzen können.

Wenn wie zuvor schon erwähnt (s.S.38) die Entwicklung einer stärkeren Bakterienflora sich ungünstig auf die freien Algenkulturen auswirkte¹⁾, dann wäre es umgekehrt nicht ausgeschlossen, daß intrazelluläre Algen davor weitgehend geschützt wären.

Es war zuvor schon festgestellt worden, daß die Algen für den Schwamm nicht absolut lebensnotwendig sind. Parasiten sind sie mit großer Wahrscheinlichkeit auch nicht und ebensowenig Kommensalen. So wäre nun zu untersuchen, wie weit für die Spongilliden die Algen von Vorteil sind.

Ihre Sauerstoffabgabe ist seit GEDDES (1878) und von vielen weiteren Autoren (BUCHNER 1953) als günstig für den Süßwasserschwamm angesehen worden. Zunächst gab es keinen experimentellen Nachweis dafür, und erst BRØNSTED & LØVTRUP (1953) untersuchten den O₂-Verbrauch keimender grüne Gemmulae und fanden dabei keinen wesentlichen Unterschied zu dem von braunen. Eine O₂-Bilanz adulter Schwämme mit und ohne Algen gibt es bis heute noch nicht. So ist die ursprüngliche Vermutung nicht unbedingt auszuschliessen. Meine Vergleichskulturen waren jeweils immer in O₂-gesättigten bzw. übersättigten Medien gehalten und der Wachstumsbereich grüner Schwämme in der freien Natur liegt auch normalerweise in der Zone des O₂-Optimums. So kann man annehmen, daß Sauerstoff auch ohne die Tätigkeit der intrazellulären Algen in ausreichendem Maße vorhanden ist. Die oben erwähnten Autoren ziehen ein günstigen Einfluß eventueller Vitaminproduktion der Algen auf

¹⁾ KUHLE & LORENZEN (1964) machten die gleiche Beobachtung.

die Keimung in betracht. Über den Bedarf an Vitamin keimender und aus differenzierter Schwämme ist aber nichts bekannt.

Die umgekehrte Möglichkeit (CO_2 -und N-Abgabe an die Algen) ist weiter oben (s.S.49) schon erwähnt worden.

Die Möglichkeit der Verdauung intrazellulären Algen durch den Schwamm ist prinzipiell gegeben und war auch in den elektronenmikroskopischen Aufnahmen und den Autoradiogrammen sichtbar. Es war deutlich ein Unterschied zwischen den als "Symbionten" isolierten Stämmen und Chlorella vulgaris. Daß dabei die "symbiontische" Stämme "gezielt" verdaut wurden, d.h. nur unter ungünstigen Lebensbedingungen des Schwammes und ihm dann zur Verbesserung seiner Situation dienten, macht sie den übrigen Algen gegenüber vorteilhafter für den Schwamm. Sie wirken sich also vergleichsweise positiver für den Wirt aus und es erscheint angebracht, unter Abwägung des möglichen gegenseitigen Nutzens von einer temporären oder fakultativen Symbiose zu sprechen.

Wenn eine solche vorliegt, müßte der Schwamm ein "Interesse" daran haben, sie nach Möglichkeit herbeizuführen.

Daß dazu ausreichende Wege vorhanden sind, wurde früher schon (s.S.27) analysiert. Ein speziellen Übertragungsmechanismus für den pflanzlichen Partner der Symbiose scheint es allerdings nicht zu geben, mit den Einschränkung, daß die Larven nicht eingehend auf algenhaltige Zellen untersucht sind. Wegen ihres seltenes Auftreten bei meinen Schwammzuchten ist auch mir keine absolute Aussage darüber möglich.

VI. ZUSAMMENFASSUNG

1. Süßwasserschwämme können in mehr oder weniger innigen Kontakt mit Vertretern aller in Süßwasser vorkommenden Tierstämmen treten. Die in der Literatur hierzu beschriebene Fälle werden durch eigene Beobachtungen ergänzt. Neben echten Parasiten, wie Sisyrus fuscata, Climacia areolaris, Unionicola crassipes und Leptocerus-Arten, treten Kommensalen und Raumkonkurrenten auf. Zum ersten Male am Schwamm wurden Lepadella und Ophidionais beobachtet.
2. Eine kritische Untersuchung der in der Literatur erwähnten "Symbiose" zwischen Süßwasserschwämmen und Algen zeigt, daß weder die gegenseitige Beeinflussung klar abzuschätzen ist noch der Algen-Partner eindeutig klassifiziert ist.
3. Im Rahmen der eigenen Untersuchungen wird zunächst versucht mittels Licht- und Elektronenmikroskopischen Untersuchungen die mit den Spongilliden vergesellschafteten Algen zu charakterisieren. Es konnten Stämme aus Spongilla lacustris isoliert werden, die weder mit Chlorella vulgaris noch Chlorella pyrenoidosa identisch sind. Es sind leicht ovale Formen mit einem maximalen Durchmesser von 4 μm , einen hufeisenförmigen Chloroplasten und ohne Autosporen-Bildung.
4. Die Verteilung dieser Algen innerhalb des Schwammes wurde außer mit den zuvorgenannten Methoden auch autoradiographisch untersucht. Durchschnittlich kommen in den Amöbocyten etwa 16 Chlorellen vor. Die übrigen Schwammzellen sind gar nicht oder nur gering damit besetzt.
5. Bei Infektionsversuche mit Chlorella vulgaris, Chlorella pyrenoidosa, Chlorella vulgaris var. und Zoochlorellen zeigen Spongilla lacustris, Spongilla fragilis, Ephyda-

tia fluviatilis und Ephydatia mülleri unterschiedliches Verhalten. Chlorella pyrenoidosa ist nicht in der Lage die untersuchte Spongilliden zu infizieren. Die größte Affinität besteht zwischen Chlorella vulgaris var. und Spongilla lacustris und Spongilla fragilis.

6. Die aus den Schwämmen isolierten Algen sind auch im freien Wasser lebensfähig und wahrscheinlich dort natürlicher Weise vorhanden.
7. Bei der Gemmulabildung können Algen in die Archaeocyten eingeschlossen werden, aber nicht alle grüne Schwämme bilden algenhaltige Gemmulae.
8. Verdauungsstadien der Partner-Algen kommen in unterschiedlichen Lebensphasen des Wirtsschwammes vor, wie normale Nahrungspartikeln werden Chlorella vulgaris und Chlorella pyrenoidosa verdaut bzw. innerhalb wenigen Stunden ausgestoßen.
9. Die Partnerschaft Alge-Süßwasserschwamm kam unter gegebenen Lichtverhältnisse durch Infektion freilebender Algen erfolgen oder im Falle grüner, d.h. algenhaltige Gemmulae durch diese. Eine Übertragung durch die Zygote ist zweifelhaft.
10. Nach Lichtentzug verblassen grüne Schwämme, und "ergrünen" wieder nach erneuter Beleuchtung innerhalb eines Zeitraumes von acht Wochen, wobei mit längerer Dauer der Algenverlust ständig zunimmt. Unter dem Einfluß niedriger Temperaturen (15°C) bilden grüne Schwämme erst durchschnittlich 2 Tage später Gemmulae aus. Hungerperioden überstehen algenhaltige Schwämme länger, offensichtlich durch Ausnutzung der intrazellulären Algen als Nahrungsreserve.
11. Das Verhältnis Alge-Süßwasserschwamm wird als fakultative Symbiose betrachtet, bei der der grüne Schwamm

günstigere Überlebenschancen zumindest in Grenzsituationen hat und die Algen bei Lichtmangel in der Gemmula länger vital bleiben als im freien Biotop und stärker gegen Bakterieninfektion geschützt sind.

VII. LITERATURVERZEICHNIS

- ARNDT, W. (1926): Die Spongillidenfauna Europas.- Arch.Hydrol., 17, 337-365.
- ARNDT, W. (1928): Porifera (Schwämme, Spongien).- In Dahl: Die Tierwelt Deutschlands, 4.Teil, 1-94.
- ARNDT, W. & VIETS, K. (1938): Die biologischen Beziehungen zwischen Arachnoiden und Spongien.- Z.f.Parasitenkunde, 10, 67-93.
- BEIJERINCK, M.W. (1890): Kulturversuche mit Zoochlorellen, Lichengonidien und anderen niederen Algen.- Bot.Ztg., 48, 741-754.
- BRANDT, K. (1881/82): Über das Zusammenleben von Algen und Tieren.- Biol.Centralbl., 1, 524-527.
- BRØNSTED, H.V. (1936): Entwicklungsphysiologische Studien über Spongilla lacustris (L.).- Acta Zool., 17, 75-172.
- BRØNSTED, A. & H.V. (1953): The effect of Symbiotic Zoochloellae on the germination rate of gemmules of Spongilla lacustris (L.).- Vid.Medd. Dansk., 115, 133-144.
- BRØNSTED, H.V. & LØVTRUP, E. (1953): The respiration of sponge gemmules without and with symbiotic unicellular algae.- Vid.Medd.Dansk., 115, 145-157.
- BROWN, H.P. (1952): The Life History of Climacia areolaris (HAGEN), a Neopoterus "Parasite" of Fresh Water Sponges.- Ann.Midl.Nat., 47 (1), 130-160.
- BUCHNER, P. (1953): Endosymbiose der Tiere mit pflanzlichen Mikroorganismen.- Basel/Stuttgart. 771 S. 335 Abb. 3 Taf.
- CARVAHLO, J.P. (1942): Ocorrência de Ephydatia crateriformis (POTTS) na America do Sul.- Zoologia, 6, 267-283.

- GEDDES, P. (1878): (zitiert bei BUCHNER 1953)
- GUDE, W. (1968): Autoradiographic Techniques.- New Jersey. 113 S.
- HOGG, J. (1840): On the action of light upon the colour of the river-sponge.- Mag.nat.Hist.,N.S.4.
- JØRGENSEN, B. (1946): On the Gemmules of *Spongilla lacustris* auct. together with some remarks on the Taxonomy of the Species.- Vid. Medd.Dansk., 109, 69-79.
- KILIAN, E.F. (1952): Wasserströmung und Nahrungsaufnahme beim Süßwasserschwamm *Ephydatia fluviatilis*.- Z.f.vergl.Physiol., 34, 407-447.
- KILIAN, E.F. (1964): Zur Biologie der einheimischen Spongilliden. Ergebnisse und Probleme. Unter besonderer Berücksichtigung eigener Untersuchungen.- Zool. Beitr., 10, Heft 1, 85-159.
- KILIAN, E.F. (1967): Ortsveränderungen von Süßwasserschwämmen unter dem Einfluß von Licht.- Verh.Dt. Zool.Heidelberg 1967, 395-401.
- KILIAN, E.F. & CAMPOS, H. (1969): Süßwasserschwämme als Ort der Brutpflege eines Fisches.- Die Naturwissenschaften, 56 Jahrg., Heft 6, S. 333.
- KUHL, A. & LORENZEN, H. (1964): Handling and Culturing of *Chlorella*. In: Methods in Cell Physiology.-Vol.I, 159-187.- New York/London.
- LANKESTER, R.E. (1882): On the Chlorophyll-Corpuscles and amyloid deposits of *Spongilla* and *Hydra*.-Quart.J.Micr. Sci., 22, S. 229.
- LAUTERBORN, R. (1902): Ein für Deutschland neuer Süßwasserschwamm *Carterius stepanowi* DYB.- Biol.Zentralbl., 22, 519-535.

- LIMBERGER, A. (1918): Über die Reinkultur der Zoochlorella aus Euspongilla lacustris und Castrada viridis VOLZ.-Sitz.-Ber.Akad.Wiss. Wien, math.-naturw.Kl., 395-412.
- MILLER, S.A. (1964): (zitiert bei MUSCATINE 1967)
- MUSCATINE, L., KARAKASHIAN, S.J. & KARAKASHIAN, M.W. (1967): Soluble extracellular products of Algae Symbiotic with a Ciliate, a Sponge and a mutant Hydra.- Comp.Biochem. Physiol., 20, 1-12.
- OLD, M.C. (1933): Contribution to the biology of fresh water sponges (Spongillidae).- Papers Mich.Acad. Sci., 17, 663-679.
- PENNEY, J.T. & RACEK, A.D. (1968): Comprehensive Revision of a Worldwide Collection of Freshwater Sponges (Porifera: Spongillidae).- U.S.Nat.Mus., Bull.272, 1-184.
- RASMONT, R. (1954): La diapause chez les Spongillides.- Ac.Roy.Belg.Cl.Sci., (5), 40, 288-304.
- RASMONT, R. & SCHMIDT, I. (1967): Mise en évidence du caractère photo-sensible de la respiration des gemmules de Spongillidae (Porifera).- Comp.Biochem.Physiol., 23, 959-967.
- ROGERS, A.W. (1967): Techniques of Autoradiography.- Amsterdam/London/N.Y. S.240-255.
- ROMEIS, B. (1948): Mikroskopische Technik.- München.- 695 S., 16 Tab.
- RUTHMANN, A. (1966): Methoden der Zellforschung.- Stuttgart.- 301 S., 46 Zeich., 28 Fot.
- SCHAEDE, R. (1949): Hilfsbuch für die botanische Mikroskopie.- Stuttgart.- 48 S.
- SCHULZE, P. (1922): Biologie der Tiere Deutsch-

- STRASBURGER, E. & KÖRNICKE, M. (1949): Das kleine botanische Praktikum.- Jena. 246 S. 145 Abb.
- TESSENOW, W. (1969): Lytic processes in development of freshwater sponges.- Lysosomes in Biology and Pathology 1, Chap.14, 392-404.
- VAN TRIGT, H. (1919): A contribution to the physiology of the fresh-water sponges (Spongillidae).- Tijdschr. neder.dierkd.Verigg. (2) 17, 1-220.
- WEBER, M. & WEBER-VAN BOSSE, A. (1890): Quelques nouveaux cas de symbiose.- Zool.Ergb.Reise Niederl.Ost.Ind., 48-72.
- WELTNER, W. (1891): Die Süßwasserschwämme.- In: Zacharias: Die Thier-und Pflanzenwelt des Süßwassers. 1, 185-236.
- WELTNER, W. (1893): Bemerkungen über den Bau und die Entwicklung der Gemmula der Spongilliden.- Biol.Centralbl., 13, 119-126.
- WESENBERG-LUND, C. (1939): Biologie der Süßwassertiere.- Wien.- 817 S. 1138 Abb.
- WESENBERG-LUND, C. (1943): Biologie der Süßwasser-Insekten.- Berlin/Wien. 682 S. 501 Abb.
- WIERZEJSKI, A. (1935): Süßwasserspongien. Monographische Bearbeitung.- Mém. Ac.Pol. (B) 9, 1-242.

LEBENS LAUF

Am 22. Oktober 1938 wurde ich, María Teresa Carmona Ríos, als erste Tochter des Piloten der Zivilluftfahrt Héctor Carmona und dessen Ehefrau, der Lehrerin Rosario Ríos in Osorno/Chile geboren. Wie meine Eltern besitze ich die chilenische Staatsangehörigkeit. Nach dem Besuch der Volksschule in Osorno und der Höheren Schule in Osorno und Santiago legte ich die Reifeprüfung 1956 am Liceo No.3 in Santiago de Chile ab. Im selben Jahr begann ich mit dem Studium der Biologie und Chemie an der Universidad Austral de Chile in Valdivia, wo ich am 29. November 1961 das Staatsexamen für das Höhere Lehramt in den Fächern Zoologie, Botanik und Chemie bestand. Nach der Prüfung war ich am Zoologischen Institut dieser Universität als wissenschaftliche Assistentin tätig und erhielt für das akademische Jahr 1963/64 ein Rotary-International-Stipendium zum Studium am Department of Zoology der Southampton University/England. Im Jahre 1967 wurde mir ein Stipendium des Deutschen Akademischen Austauschdienstes verliehen, um am Institut für Zoologie der Justus Liebig-Universität Gießen unter der Leitung von Prof. Dr. E.F.Kilian meine Dissertation zur Erlangung des Grades Dr. rer.nat. anzufertigen.

INHALT

Die 12. Sitzung des Ausschusses für die deutsche Sprache
am 12. November 1935 wurde von Herrn Dr. G. H. G. G.
als Vorsitzenden geleitet. Der Ausschuss hat in der
12. Sitzung folgende Beschlüsse gefasst:
1. Der Ausschuss beschließt, die deutsche Sprache
in der 12. Sitzung des Ausschusses für die deutsche
Sprache am 12. November 1935 zu behandeln.
2. Der Ausschuss beschließt, die deutsche Sprache
in der 12. Sitzung des Ausschusses für die deutsche
Sprache am 12. November 1935 zu behandeln.
3. Der Ausschuss beschließt, die deutsche Sprache
in der 12. Sitzung des Ausschusses für die deutsche
Sprache am 12. November 1935 zu behandeln.
4. Der Ausschuss beschließt, die deutsche Sprache
in der 12. Sitzung des Ausschusses für die deutsche
Sprache am 12. November 1935 zu behandeln.
5. Der Ausschuss beschließt, die deutsche Sprache
in der 12. Sitzung des Ausschusses für die deutsche
Sprache am 12. November 1935 zu behandeln.
6. Der Ausschuss beschließt, die deutsche Sprache
in der 12. Sitzung des Ausschusses für die deutsche
Sprache am 12. November 1935 zu behandeln.
7. Der Ausschuss beschließt, die deutsche Sprache
in der 12. Sitzung des Ausschusses für die deutsche
Sprache am 12. November 1935 zu behandeln.
8. Der Ausschuss beschließt, die deutsche Sprache
in der 12. Sitzung des Ausschusses für die deutsche
Sprache am 12. November 1935 zu behandeln.
9. Der Ausschuss beschließt, die deutsche Sprache
in der 12. Sitzung des Ausschusses für die deutsche
Sprache am 12. November 1935 zu behandeln.
10. Der Ausschuss beschließt, die deutsche Sprache
in der 12. Sitzung des Ausschusses für die deutsche
Sprache am 12. November 1935 zu behandeln.
11. Der Ausschuss beschließt, die deutsche Sprache
in der 12. Sitzung des Ausschusses für die deutsche
Sprache am 12. November 1935 zu behandeln.
12. Der Ausschuss beschließt, die deutsche Sprache
in der 12. Sitzung des Ausschusses für die deutsche
Sprache am 12. November 1935 zu behandeln.

